

Die Wirkung
allseitiger, weißer Vorbelichtung
auf die phototropische Reaktion
von Helianthus-Keimlingen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
EVA MENZER
aus München

Januar 1965



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Die Wirkung allseitiger, weißer Vorbelichtung auf die
phototropische Reaktion von Helianthus-Keimlingen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt
von
Eva Menzer
aus
München

Januar 1965



1. Berichterstatter: Prof. Dr. L. Brauner
2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Merxmüller

Tag der mündlichen Prüfung: 26.5.1965

Fotodruck: Mikrokopie GmbH . München . Bruderstr. 9

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	1
Material und Methodik	3
1. Wahl der Vorbelichtungsart	3
2. Aufzucht und Vorbehandlung der Versuchs- pflanzen	4
3. Die Versuchsanordnung während der photo- tropischen Reizung	7
4. Die Auswertung der Versuche	7
Vorversuche	8
1. Die Abhängigkeit der phototropischen Reaktion von der Temperatur	8
2. Zeitlicher Verlauf der Anpassung an Licht und Dunkelheit	9
Hauptversuche	11
I. Einfluß der Vorbelichtung auf die photo- tropische Reaktion	11
A. Reaktion von Licht- und Dunkelpflanzen bei einer phototropischen Reizung von 15 Minuten Dauer	11
1. Allgemeines	11
2. Die Versuchsergebnisse bei Vorbelichtung mit 1800 Lux	14
3. Die Beziehung zwischen der Intensität der Vorbelichtung und dem Verlauf der photo- tropischen Reaktion	16
a) Abhängigkeit der Lage des Schnitt- punktes der Licht- und Dunkelpflanzen- kurven von der Vorbelichtungs- intensität	18
b) Die Maxima der Krümmungskurven von Licht- und Dunkelpflanzen	22

c) Negative phototropische Krümmungen bei <i>Helianthus annuus</i>	23
4. Wirkung der antagonistischen Vorbelich- tung im Vergleich zur Vorbelichtung von oben	24
 B. Die Wirkungen der Vorbelichtung auf die phototropische Reaktion bei veränderter Reizdauer	26
1. Verlängerung der phototropischen Reizung bis zu einer Dauer von 6 Stunden	26
2. Beobachtung der Anfangsphase der photo- tropischen Krümmung von Licht- und Dun- kelpflanzen im Horizontalmikroskop	32
 II. Erklärungsversuche für die Wirkungen der Vorbelichtung	34
A. Einfluß der Vorbelichtung auf die autonome Nutationsbewegung und die geotropische Krümmung	34
B. Der Einfluß der Dekapitation auf die Wir- kung der Vorbelichtung bei der photo- tropischen Reaktion	38
C. Getrennte Vorbelichtung des Hypokotyls und der Kotyledonen	40
D. Die Beeinflussung der Saugkraft durch all- seitige Vorbelichtung und durch einseitige Belichtung	43
E. Die Wachstoffsstoffempfindlichkeit von Licht- und Dunkelpflanzen	47
 Diskussion	50
 Zusammenfassung	55
 Literaturverzeichnis	59

Einleitung

Wie die bisherigen Untersuchungen zeigen, reagieren Keimpflanzen von Monokotylen und Dikotylen auf einen phototropischen Reiz verschieden, je nachdem ob sie vor der einseitigen Bestrahlung dunkel gehalten oder allseitig belichtet worden waren.

Diese Erscheinung hat zum erstenmal PRINGSHEIM (1909 a, b) genauer studiert. Er verwendete, wie auch sämtliche Forscher, die sich seitdem mit diesem Problem beschäftigt haben, für seine Hauptversuche Koleoptilen von Gräsern, vornehmlich von Avena. Außerdem untersuchte PRINGSHEIM (1909 a) auch das Verhalten einiger Dikotylen (Brassica napus und Sinapis alba). PRINGSHEIM stellte fest, daß sich der Beginn und das Ausmaß einer phototropischen Reaktion nach der sogenannten "Stimmung" des Versuchsobjekts richtet. Dieser Faktor wirkte sich bei seinen Versuchen mit Dikotylenkeimlingen so aus, daß sich eine "niedriggestimmte" (im Extremfall dunkelgehaltene) Pflanze bei schwachem Reizlicht am schnellsten krümmte, "hochgestimmte" (vorbelichtete) Pflanzen reagierten dagegen am schnellsten bei starker einseitiger Belichtung. Die größten Krümmungswinkel überhaupt fand PRINGSHEIM bei vorbelichteten Pflanzen und möglichst intensivem Reizlicht. Auf Grund seiner Versuchsergebnisse mit Avenakoleoptilen schloß PRINGSHEIM, daß die Keimlinge jeweils dann die kürzeste Reaktionszeit aufweisen, wenn die Intensität des Reizlichts dieselbe ist wie die der Vorbelichtung. (Dieses Ergebnis konnte PRINGSHEIM erhalten, weil er die Reizlichtintensitäten sehr niedrig und dementsprechend den Zeitfaktor sehr groß wählte, wodurch bei Koleoptilen stets positive - also miteinander vergleichbare - Krümmungen erzielt werden.) Weiter fand er bei Avena, daß die Latenzzeit nach der phototropischen Reizung um eine Zeitspanne verkürzt wird, die der Dauer der vorhergehenden allseitigen Belichtung entspricht.

Von PRINGSHEIMs Arbeit ausgehend, berichtete CLARK (1913) über weiterführende Untersuchungen an Avena. Er bestätigte, daß eine nicht zu lange dauernde Vorbelichtung so wirkt, als ob die Pflanzen während der ganzen Versuchszeit einseitig bestrahlt worden wären. Er beobachtete, daß mit zunehmender Vorbelichtungsdauer die Präsentationszeit für die erste negative und die zweite positive Krümmung abnimmt.

Dieses Ergebnis erweiterte ARISZ (1915). Er fand, daß die Reaktion der Avena-Koleoptilen durch Vorbelichtung in folgender Weise beeinflußt wird: Eine Reizlichtmenge, die bei nicht vorbelichteten Keimlingen ausreichend ist, um die erste positive Krümmung auszulösen, bewirkt bei vorbelichteten Keimlingen, daß diese Phase übersprungen wird und daß stattdessen die erste negative oder sogar die zweite positive Phase eintritt.

Danach trat in der experimentellen Erforschung dieses Problems ein Stillstand ein. Erst in den letzten Jahren wurde die Frage der Stimmungsbeeinflussung durch das Licht von CURRY (1957) wieder aufgegriffen und bis in die jüngste Zeit von mehreren Forschern (BLAAUW-JANSEN 1959, ASOMANING und GALSTON 1961, BRIGGS 1963 a, b, ZIMMERMAN und BRIGGS 1963 a, b) weiter untersucht. In sämtlichen Arbeiten dienten als Versuchsobjekte Graskoleoptilen, vorbelichtet wurde von allen Forschern mit hellrotem Licht. ASOMANING und GALSTON (1961) arbeiteten zusätzlich mit blauem Licht, fanden jedoch keinen wesentlichen Unterschied in der Wirkung beider Wellenbereiche. Die Versuchsergebnisse der einzelnen Autoren widersprechen einander teilweise, eine weitgehende Klärung bringen erst die Untersuchungen von ZIMMERMAN und BRIGGS (1963 a, b). Diese Forscher kommen zu dem Resultat, daß durch vorausgehende allseitige Bestrahlung mit rotem Licht die phototropische Sensibilität der Keimlinge für die erste positive und die erste negative Krümmung vermindert, für die zweite positive Phase dagegen erhöht wird. Die allgemeine Gültigkeit dieser Aussage ist allerdings noch nicht erwiesen, da ZIMMERMAN und BRIGGS die Intensität der Vor-

belichtung nicht variierten.

Die Frage nach der Wirkung verschieden starker Vorbelichtungsintensitäten auf die phototropische Krümmung war schon durch PRINGSHEIMS Experimente an Dikotylenkeimlingen (1909 a) aufgeworfen worden. Die Untersuchungen dieses Autors legten es daher nahe, den ganzen Fragenkomplex an den bisher vernachlässigten Dikotylen zu prüfen und mit weißem Licht vorzubelichten. Dasselbe Problem wurde auch durch Arbeiten (an Koleoptilen) von ZIMMERMAN und BRIGGS (1963) aufgeworfen, die veröffentlicht wurden, als unsere Hauptversuche bereits abgeschlossen waren. Schließlich sollte versucht werden, dem Verständnis der tonischen Wirkung der Vorbelichtung näher zu kommen.

Material und Methodik

1. Wahl der Vorbelichtungsart

Für die Art der symmetrischen Vorbelichtung standen drei Möglichkeiten zur Wahl:

1. Rotation vor einer seitlich stehenden Lichtquelle,
2. Antagonistische Belichtung mit zwei Lichtquellen,
3. Belichtung von oben.

Die in früheren Versuchen oft verwendete Rotationsmethode schied wegen zu großer Fehlerquellen aus (eventuelle Reizung durch "intermittierende" Belichtung der einzelnen Sektoren des Organs; bei gleichzeitiger Vorbelichtung mehrerer Pflanzen auf demselben horizontalen Klinostatenteller gegenseitige Beschattung). Jeweils nur eine Pflanze auf einem Klinostatenteller rotieren zu lassen, war aus technischen und zeitlichen Gründen nicht möglich.

Die zweite Art der Vorbelichtung kam für die Hauptversuche nicht in Frage, da im verfügbaren Versuchsraum die Intensität durch Veränderung der Lampenentfernung nicht hinreichend variiert werden konnte. Diese Methode hat außerdem den Nachteil, daß hier nach Beendigung der Vorbelichtung nur

noch wenige Pflanzen völlig vertikal stehen. Die Ursache hierfür ist darin zu sehen, daß sich die Pflanzen durch Nutationsbewegungen der einen Lichtquelle nähern und daß daraufhin eine phototropische Weiterkrümmung nicht mehr aufzuhalten ist.

Es blieb also für die Hauptversuche nur die dritte Möglichkeit: die auch in den erwähnten neueren Arbeiten häufig angewendete Vorbelichtung von oben. Diese Vorbelichtungsart hat den Vorteil, daß dabei die Vertikalstellung der Pflanzen gut erhalten bleibt. Als Vorbelichtungsintensität wurde stets diejenige Lichtintensität bezeichnet, die in der Höhe der Kotyledonen gemessen wurde. Welche Folgen sich aus dem Unterschied in der Richtung des Lichteinfalls bei der Vorbelichtung und bei der phototropischen Reizung ergeben, wird an späterer Stelle diskutiert werden.

2. Aufzucht und Vorbehandlung der Versuchspflanzen

Das Versuchsobjekt waren Keimlinge von *Helianthus annuus* (v. Boguslawskys Frühe). Die Samen wurden nach 24-stündiger Ankeimung bei 28°C in Kulturgläschen mit Gartenerde gesetzt. Innerhalb von 5¹/₂ Tagen wuchsen dann die Keimlinge in der Anzuchtkammer bis zu der für die Versuche günstigsten Länge (5-6 cm) heran.

a) Vorbelichtung von oben

Als Lichtquelle in der Anzuchtkammer dienten Leuchtstoffröhren (Osram-L, 40W/21R). Ein Aggregat von fünf solchen Röhren bestrahlte die Kotyledonen bei einem vertikalen Abstand von etwa 60 cm von oben her mit einer Intensität von 1800 Lux. Infolge der Reflexion durch die hellen Seitenwände waren die Hypokotyle außerdem einer diffusen seitlichen Bestrahlung von etwa 700 Lux ausgesetzt. Durch eine automatische Schaltanlage wurde die Belichtung nachts stets von 21 Uhr bis 6 Uhr unterbrochen.

Alle Pflanzen wurden bis zum Abend des 5. Tages gleich behandelt. Bis zu diesem Zeitpunkt wurden die Keimlinge für sämtliche Versuche 4 Tage lang bei demselben 15/9 Stunden -

Licht (1800 Lux)/Dunkelrhythmus aufgezogen, am 5.Tag wurden sie alle mit der für jeden Versuch gewählten Vorbelichtungsintensität bestrahlt. Am Abend dieses Tages setzte die unterschiedliche Vorbehandlung ein: während ein Teil des Pflanzmaterials weiter bis zur phototropischen Reizung (am 6.Tag um 12 Uhr) in der Anzuchtammer verblieb und so auch am 6.Tag noch 6 Stunden mit dieser Lichtstärke vorbeleuchtet wurde, kam der andere Teil bis zu diesem Zeitpunkt ins Dunkle. In Abb. 1 ist der Rhythmus der Belichtung, dem die Versuchspflanzen ausgesetzt waren, graphisch wiedergegeben.

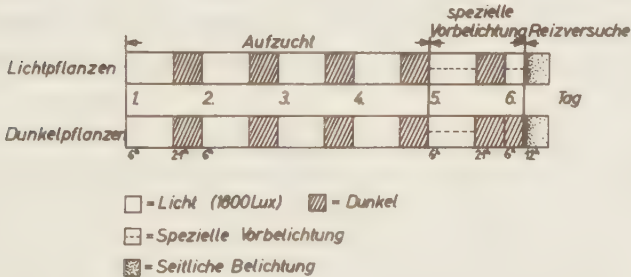


Abb. 1 Schematische Darstellung der Aufzucht von Licht- und Dunkelpflanzen.

Bei der Beschreibung der Versuche werden im folgenden Pflanzen, die unmittelbar vor der phototropischen Reizung mindestens 6 Stunden vorbeleuchtet worden waren, als Lichtpflanzen, Keimlinge, die vorher mindestens 15 Stunden in völliger Dunkelheit verblieben waren, als Dunkelpflanzen bezeichnet. Durch die besondere Art der Vorbehandlung bis zum Reizversuch ist es notwendig, auch bei den Dunkelpflanzen von "Vorbelichtung" zu sprechen. Die "Vorbelichtung" bei den Dunkel-

pflanzen bezieht sich jedoch immer nur auf den 5.Tag.

Die Lichtintensität wurde durch Änderung des vertikalen Abstands der Leuchtstoffröhren von den Pflanzen und durch Änderung der Leuchtstoffröhrenzahl variiert. (Weitere Einzelheiten werden bei der Beschreibung der Versuche mitgeteilt.)

b) antagonistische Vorbelichtung

Für die Versuche mit antagonistischer Belichtung wurden je zwei Leuchtstoffröhren (Osram-L, 40W/21R) verwendet, deren Wärmestrahlung durch Zwischenschalten einer Glasplatte reduziert wurde. Um zu erreichen, daß das von den Röhren ausgestrahlte Licht möglichst parallel auf die Versuchspflanzen einfiel, wurde der Raum zwischen den Röhren und den Pflanzen durch ein System von zur Röhrenachse senkrecht stehenden Blechplatten aufgefächert. Die einzelnen Platten waren in der Lichtrichtung 5 cm lang und voneinander je 2 cm entfernt (s.Abb. 2).

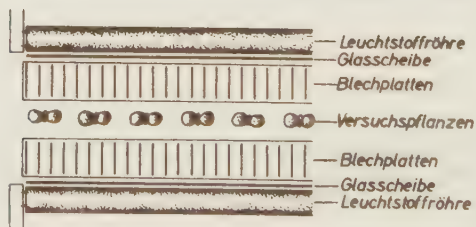


Abb. 2 Versuchsanordnung bei antagonistischer Belichtung mit zwei Leuchtstoffröhren.

Die Luftfeuchtigkeit in der Anzuchtkammer betrug etwa 80%, die Temperatur 21-22°C. Die gleichen Verhältnisse herrschten auch in jenem Raum, in den die Dunkelpflanzen am Abend des 5. Tages gebracht wurden. Während der phototropischen Reizung betrug die Luftfeuchtigkeit 45%, die Temperatur 24-25°C.

3. Die Versuchsanordnung während der phototropischen Reizung

Als Lichtquelle für die einseitige Belichtung diente eine mattierte 200W-Osram-Glühbirne. Zur Abfilterung der Wärmestrahlung wurde sie in einen runden, mit destilliertem Wasser gefüllten Glaszylinder getaucht, der durch eine ständig von Leitungswasser durchströmte Kupferschlange gekühlt wurde. Die Intensitäten der einseitigen Belichtung wurden durch entsprechende Veränderung der Entfernung der Keimlinge von der Lichtquelle variiert.

Die Dunkelkammer wurde durch eine phototropisch unwirksame rote 15W-Glühbirne beleuchtet. Wie in der Einleitung (S. 2) beschrieben wurde, verändert rotes Licht die phototropische Empfindlichkeit. Die Versuchspflanzen wurden jedoch immer nur so kurze Zeit der roten Dunkelkammerbeleuchtung ausgesetzt, daß diese kaum einen Einfluß haben konnte (vergl. auch: Adaptation an Licht, S. 10).

4. Die Auswertung der Versuche

Der Verlauf der phototropischen Krümmungen wurde in Schattenbildern registriert. Diese wurden durch eine 60 cm entfernte rote Glühbirne auf einen mit Pauspapier bespannten Glasschirm projiziert, vor dem die Pflanzen so nahe wie möglich aufgestellt wurden. Als Maß der Krümmung diente der Winkel zwischen der Vertikalen und einer durch die oberste 2 cm lange Zone des gekrümmten Hypokotyls median gelegten Linie. Während der Registrierung wurde die Reizbelichtung je nach Anzahl der auszumessenden Pflanzen für die Dauer von einer halben Minute bis zu drei Minuten unterbrochen.

Die Beobachtung von Schwellenwertsreaktionen erfolgte mit zwei Horizontalmikroskopen, mit denen die horizontale Abweichung eines markierten Punktes am Gipfel der Pflanze bei 80facher Vergrößerung gemessen wurde.

Zur statistischen Sicherung der Versuchsergebnisse wurde der mittlere Fehler F_m der Messungen nach der Formel

$$F_m = \sqrt{\frac{\sum d^2}{n(n-1)}} \text{ berechnet.}$$

Vorversuche

1. Die Abhängigkeit der phototropischen Reaktion von der Temperatur

Die früheren Beobachter führten ihre Versuche bei äußerst unterschiedlichen Temperaturen aus (PRINGSHEIM (1909 a, b) 15-16°C, ARISZ(1915) 19-20°C, BRIGGS (1963 a) 25°C), ohne die Abhängigkeit der phototropischen Reaktion von der Temperatur zu prüfen oder die optimale Versuchstemperatur festzustellen. Eine Klärung dieser Fragen scheint jedoch für genaue Untersuchungen erforderlich.

Es wurden hierfür Lichtpflanzen verwendet, die in der folgenden Weise bis zum eigentlichen Versuch behandelt wurden: 1.- 6. Tag (Aufzucht und Vorbelichtung) 1800 Lux. Die Intensität des Reizlichts betrug 5000 Lux, die geprüften Versuchstemperaturen waren 20, 25 und 30°C.

Das Versuchsergebnis ist in Abb. 3 dargestellt. Mit steigender Temperatur wird zwar das Krümmungsmaximum früher erreicht, sein absoluter Höchstwert wird jedoch deutlich geringer. Nach einseitiger Belichtung von 15 Minuten Dauer treten die stärksten Krümmungen bei der Versuchstemperatur 25°C auf.

Bei der Wahl der günstigsten Versuchstemperatur war ausschlaggebend, daß in den Hauptversuchen mit sehr kurzen Reizzeiten gearbeitet werden mußte. Hierbei erwies sich die Versuchstemperatur von 25°C als besonders günstig. Hinzu

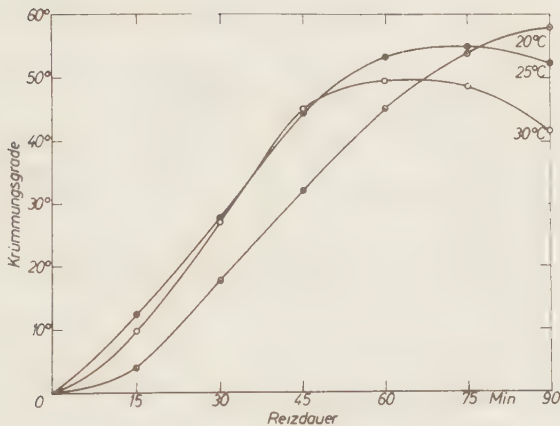


Abb. 3 Phototropische Reaktion in Abhängigkeit von den angegebenen Temperaturen. (Lichtpflanzen, 1800 Lux, s. Schema der Abb. 6)
Reizlichtintensität : 5000 Lux.

kommt, daß unter diesen Bedingungen die individuellen Unterschiede in der Reaktion der Keimlinge am geringsten sind.

2. Zeitlicher Verlauf der Anpassung an Licht und Dunkelheit

Vor den eigentlichen Vorbelichtungsversuchen mußte die Zeitspanne ermittelt werden, die eine Pflanze zur Adaptation an Licht oder Dunkelheit benötigt.

Es wurden zwei Versuchsreihen ausgeführt, bei denen Keimlinge zur Verwendung kamen, die vom 1.- 5. Tag mit einer Lichtintensität von 1800 Lux bestrahlt worden waren. In der ersten Gruppe wurden Lichtpflanzen am 6. Tag noch weitere 6 Stunden vorbelichtet und dann 1, 3 bzw. 6 Stunden dunkelgestellt. In der zweiten Gruppe wurden entsprechende Dunkelpflanzen mit 1800 Lux $1\frac{1}{2}$, 3 bzw. 6 Stunden vorbelichtet. Für beide Versuchsreihen dienten als Kontrollen 11 Stunden lang vorbelichtete Lichtpflanzen, sowie 22 Stunden lang

dunkelgehaltene Dunkelpflanzen.

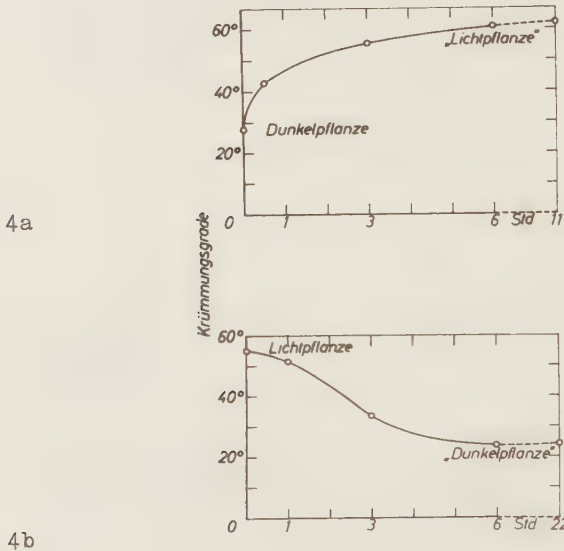


Abb. 4 4a : Adaptation von Dunkelpflanzen (1.- 5. Tag 1800 Lux, am 6. Tag dunkelgehalten) an Licht.
Abszisse : Dauer der Vorbelichtung mit 1800 Lux.

4b : Adaptation von Lichtpflanzen (1.- 6. Tag 1800 Lux) an Dunkelheit.
Abszisse : Dauer des Dunkelaufenthalts.

Ordinaten : Phototropische Krümmung nach einer Reizdauer von 90 Minuten mit einer Reizlichtintensität von 5000 Lux.

Das in den Abbildungen 4a und 4b dargestellte Ergebnis zeigt die Krümmungswerte, die nach einer 90 Minuten langen Reizung mit 5000 Lux erhalten worden waren. Die Reizdauer von 90 Minuten wurde deshalb gewählt, weil nach dem in Abb. 3 wiedergegebenen Versuch während dieser Zeit die Reaktion bereits ihr erstes Maximum (vergl. S. 30) erreicht.

Es zeigte sich, daß die Umstellung auf die neuen Bedingungen bei Dunkelpflanzen, die allseitig belichtet werden, wesentlich früher einsetzt als, umgekehrt, bei den Lichtpflanzen, die ins Dunkle gebracht werden. Die endgültige Adaptation wird jedoch bei beiden Pflanzengruppen nach der gleichen Zeitspanne erreicht : sie stellt sich unter diesen Versuchsbedingungen nach etwa 6 Stunden ein. Wie aus dem Verlauf der beiden Kurven zu ersehen ist, wird unter den geschilderten Versuchsbedingungen das Ausmaß der tropistischen Reaktion durch die Vorbelichtung erstaunlicherweise erhöht.

Damit konnte das Ergebnis von PRINGSHEIM (1909 a), daß zur "Stimmungserniedrigung" - also zur Anpassung an Dunkelheit - mehr Zeit benötigt wird als zur "Stimmungserhöhung", nur für kurze Adaptationszeiten bestätigt werden.

Hauptversuche

I. Einfluß der Vorbelichtung auf die phototropische Reaktion

A. Reaktion von Licht- und Dunkelpflanzen bei einer phototropischen Reizung von 15 Minuten Dauer

1. Allgemeines

PRINGSHEIM hat 1909 (a) anhand von Versuchen mit *Brassica napus* und *Sinapis alba* festgestellt, daß vorbelichtete Pflanzen am schnellsten auf hohe Intensitäten der einseitigen Belichtung reagieren, nicht vorbelichtete dagegen auf niedrige Intensitäten. "Bei mittlerer Helligkeit findet die Reaktion bei beiden Arten von Keimlingen etwa gleich schnell statt." (PRINGSHEIM, l.c. S.275). Mit dieser Aussage wird eine wichtige Beziehung zwischen dem phototropischen Verhalten von Licht- und Dunkelpflanzen aufgedeckt: Wenn nämlich vorbelichtete und nicht vorbelichtete Pflanzen bei einer ganz bestimmten Intensität des Reizlichts gleich reagieren, so

bedeutet das, daß bei dieser Intensität der einseitigen Belichtung die Vorbelichtung ohne Auswirkung geblieben ist. Wurde dagegen die Intensität des Reizlichts erhöht, dann krümmten sich die vorbelichteten Keimlinge schneller als die Dunkelpflanzen, umgekehrt reagierten bei schwächeren Lichtreizen die nicht vorbelichteten Pflanzen früher.

PRINGSHEIM macht keine quantitativen Angaben über die "mittlere Helligkeit" des von ihm verwendeten Reizlichts und über die Intensität der Vorbelichtung; er spricht nur von Aufzucht "am Licht". In der vorliegenden Arbeit wurde deshalb versucht, durch systematische Variierung der Lichtbedingungen eine bessere Einsicht in die Beziehungen zwischen Vorbelichtung und phototropischer Reaktionsfähigkeit zu gewinnen.

Unsere Methodik unterscheidet sich wesentlich von den Vorbehandlungsmethoden in den bisherigen Untersuchungen. PRINGSHEIM verglich das Verhalten etiolierter und im Licht gewachsener Pflanzen. Bei allen neueren Untersuchungen wurden etiolierte Pflanzen verwendet, von denen jeweils ein Teil kürzere Zeit (bis zu 2 Stunden) symmetrisch vorbelichtet wurde. Bei uns mußte jedoch, wie aus Abb. 4 zu ersehen ist, mindestens 6 Stunden vorbelichtet werden, um den konstanten Endwert des Phototonus zu erhalten.

Aus diesem Grund und um mit völlig einheitlichem und dadurch vergleichbarem Versuchsmaterial zu arbeiten, wurden bis zum Ende des 5. Tages bewußt gleiche Bedingungen für Licht- und Dunkelpflanzen gewählt (s. Methodik S. 5-7). Wie wichtig die Art der Vorbehandlung der Dunkelpflanzen am 5. Tag trotz 15 bis 22-stündiger Dunkelperiode vor der Reizung ist, wird später gezeigt werden (S. 22).

Bei Beginn des ersten phototropischen Versuchs am 6. Tag waren also die Lichtpflanzen 6 Stunden mit der gewählten Vorbelichtungsintensität bestrahlt worden; bei den späteren Versuchen an diesem Tag - ein Versuch erstreckte sich jeweils über 90 Minuten - erhöhte sich die Vorbelichtungsdauer entsprechend, sodaß bei der letzten Gruppe (gegen

Abend) die Lichtpflanzen bis zu 13 Stunden vorbelichtet worden waren. Im gleichen Ausmaß verlängerte sich natürlich auch die Vorverdunkelungszeit bei den Dunkelpflanzen. Sie stieg im Laufe des 6. Tages von 15 auf 22 Stunden an. Wie aus dem Kurvenverlauf der in Abb. 4 dargestellten Versuchsreihe zu ersehen ist, sind diese unterschiedlichen Vorbehandlungszeiten (6-13 Stunden Licht, 15-22 Stunden Dunkelheit) jedoch ohne Auswirkung auf das Versuchsergebnis.

Um festzustellen, ob sich die Lichtquellen, die für die Vorbelichtung und für die einseitige Belichtung verwendet wurden, in ihrer phototropischen Wirksamkeit unterschieden, wurde eine Gruppe von Keimlingen (Dunkelpflanzen, 1.- 5. Tag 1800 Lux) mit der 200-W-Glühlampe und eine andere Gruppe mit zwei der für die Vorbelichtung verwendeten Leuchtstoffröhren einseitig bestrahlt. Die Reizlichtintensität war in beiden Fällen 1000 Lux.

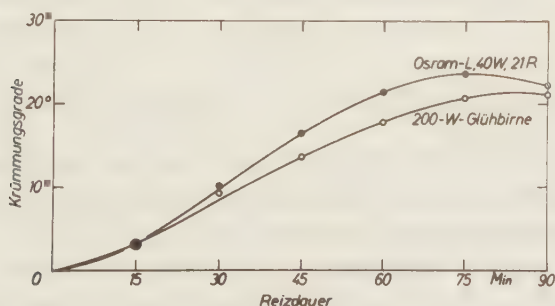


Abb. 5 Vergleich des tropistischen Effekts der beiden angegebenen Lichtquellen. Reizlichtintensitäten : 1000 Lux. (Dunkelpflanzen, 1800 Lux, s. Schema der Abb. 6)

Es zeigte sich (Abb. 5), daß zwischen dem tropistischen Effekt der beiden Lichtquellen kein wesentlicher Unterschied besteht.

Als Maß der phototropischen Reaktion dienten die nach einer Reizdauer von 15 Minuten erhaltenen Krümmungswinkel. Diese Krümmungen sind zwar stets kleiner als 10 Grad; da jedoch durch sorgfältige Ausführung der Messungen Winkel bis zu 2,5 Grad sich mit ihrem dreifachen mittleren Fehler sichern ließen, konnte die Reizdauer ohne Bedenken so kurz gewählt werden. Eine möglichst kurze Reizdauer ist wünschenswert, weil, wie auf S. 31 ausgeführt wird, auch die einseitige Belichtung den Phototonus verändert und dadurch den Effekt der zu prüfenden Vorbelichtung überlagert. Andererseits wären die Krümmungen, die sich als Nachwirkung auf kurze tropistische Reize entwickelt hätten, zwar stärker gewesen, aber diese Methode wurde deshalb verworfen, weil auch hier eine schwer kontrollierbare Veränderung des Tonus, diesmal durch die Verdunkelung der Keimlinge zwischen Reizung und Messung, auftritt.

Die Intensitäten bei der einseitigen Belichtung betrugen bei sämtlichen Versuchen 170, 500, 1000, 2000 und 5000 Lux. Nur in einer Reihe, nach Vorbelichtung mit 3500 Lux, wurde außerdem noch die Reizwirkung von 10 000 Lux geprüft.

2. Die Versuchsergebnisse bei Vorbelichtung mit 1800 Lux

1800 Lux war die zur Aufzucht der Versuchspflanzen verwendete Standardlichtstärke; sie entsprach in diesem Versuch also der "Vorbelichtungs"intensität.

Die Abb. 6 gibt das Ergebnis des Versuchs wieder. Die beiden Kurven, die - wie auch bei den übrigen Versuchen dieser Reihe - Mittelwerte von je 25 Einzelbeobachtungen darstellen, entsprechen jenen, die PRINGSHEIM (1909 a, S. 276, 277) für den zeitlichen Beginn der phototropischen Krümmungen bei den von ihm verwendeten Dikotylenkeimlingen (*Brassica*, *Sinapis*) erhielt. In beiden Fällen schneiden sich die Kurven der Licht- und Dunkelpflanzen bei einer bestimmten Reizstärke. Auffällig ist, daß dieser Schnittpunkt bei einer Reizlichtintensität von etwa 1700 Lux liegt, bei einem Wert also, der

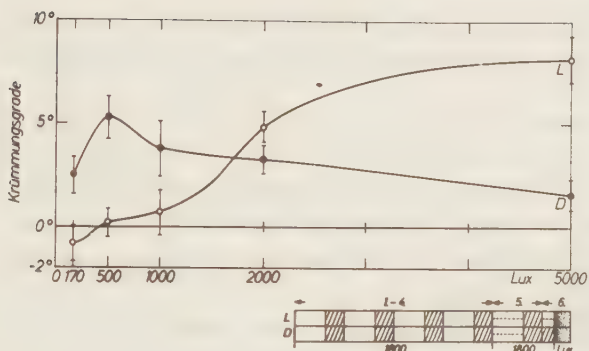


Abb. 6 Phototropische Reaktion von Lichtpflanzen (L) und Dunkelpflanzen (D) bei einer Reizdauer von 15 Minuten.
 Abszisse : Reizlichtintensitäten
 Vorbleichungsintensität : 1800 Lux (für die Aufzucht und Vorbleichung s. Schema)
 Vertikale Linien : Einfache mittlere Fehler

der Intensität der Vorbleichung (1800 Lux) sehr nahe kommt. Das bedeutet, daß mit 1800 Lux vorbereichtete Pflanzen sich bei einseitiger Bestrahlung mit derselben Lichtintensität ebenso stark krümmen wie die Dunkelpflanzen. Liegt jedoch die Intensität der einseitigen Belichtung über bzw. unter derjenigen der Vorbleichung, dann ergeben sich die gleichen Veränderungen wie in den Versuchen PRINGSHEIMS (vergl. S. 11): D. h., bei einer Vorbleichung mit 1800 Lux sind die Lichtpflanzen gegen höhere Reizlichtintensitäten (2000 und 5000 Lux) empfindlicher, gegen niedrigere (1000, 500 und 170 Lux) unempfindlicher als die Dunkelpflanzen. Die Beobachtung PRINGSHEIMS, daß Lichtpflanzen die kürzeste Reaktionszeit überhaupt - in unseren Versuchen dementsprechend die größten Krümmungswinkel - aufweisen, konnte allerdings nur für die Anfangsphase der phototropischen Reaktion (bis zu einer Reizdauer von 90 Minuten) bestätigt werden; für längere Reiz-

zeiten gilt dies nicht, wie später gezeigt werden soll (S. 30)

3. Die Beziehung zwischen der Intensität der Vorbelichtung und dem Verlauf der phototropischen Reaktion.

Im folgenden soll durch Variation der Vorbelichtungsintensität der bei Vorbelichtung mit 1800 Lux gefundene Einfluß auf die phototropische Reaktion auf seine allgemeine Gültigkeit geprüft werden. Dazu wurden vom 1.- 4. Tag bei 1800 Lux aufgezogene Keimlinge am 5. bzw. auch noch am 6. Tag (Lichtpflanzen) mit den Lichtintensitäten 20, 250, 700 und 3500 Lux vorbelichtet. Die Ergebnisse dieser Versuchsreihen sind in den Abbildungen 7a, 8, 9 und 10 dargestellt.

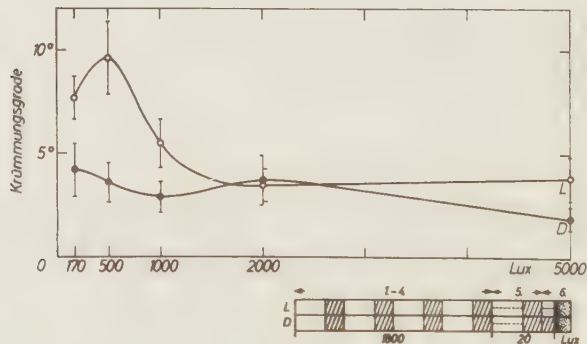


Abb. 7a Wie Abb. 6
Vorbelichtungsintensität : 20 Lux

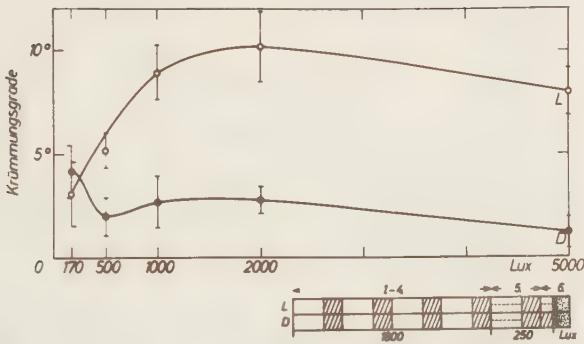


Abb. 8 Wie Abb. 6
Vorbelichtungsintensität : 250 Lux

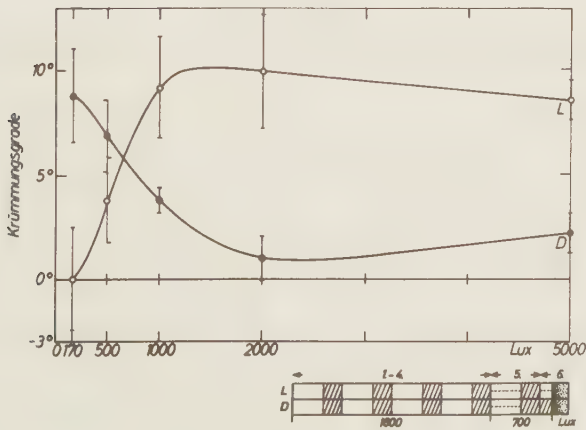


Abb. 9 Wie Abb. 6
Vorbelichtungsintensität : 700 Lux

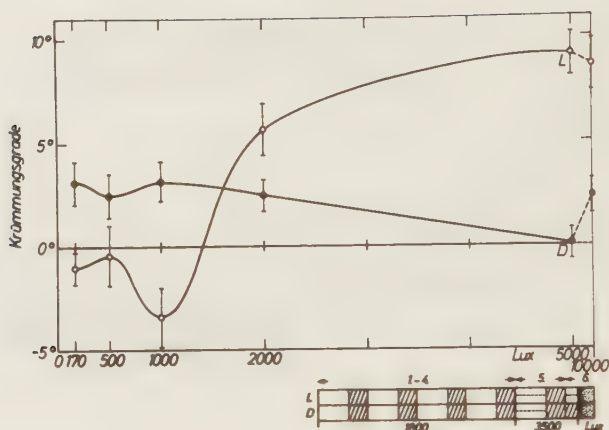


Abb. 10 Wie Abb. 6
Vorbelichtungsintensität : 3500 Lux

a) Abhängigkeit der Lage des Schnittpunktes der Licht- und Dunkelpflanzenkurven von der Vorbelichtungsintensität

Die erhaltenen Dosiswirkungskurven entsprechen in ihrem Verlauf dem für die Vorbelichtungsintensität von 1800 Lux beschriebenen Typus. So kreuzen sich die Kurven der Licht- und Dunkelpflanzen auch bei allen anderen bisher geprüften Intensitäten; der Schnittpunkt verschiebt sich aber bei Veränderung der Vorbelichtungsintensität so, daß er stets etwa bei derjenigen Intensität des Reizlichts liegt, die dieselbe ist wie die der vorausgehenden Vorbelichtung. Dies ließ sich sehr deutlich bei der Vorbelichtung mit 700 und 250 Lux beobachten (s. Abb. 9 und 8). Reizlichtintensitäten unter 170 Lux konnten mit der gleichen Lichtquelle aus technischen Gründen nicht hergestellt werden, sodaß aus den Kurven, die bei 20 Lux Vorbelichtung erhalten wurden (Abb. 7a), nur extrapoliert werden kann, daß der Schnittpunkt bei einer

Lichtstärke liegen muß, die kleiner als 170 Lux ist (s. Abb. 7b).

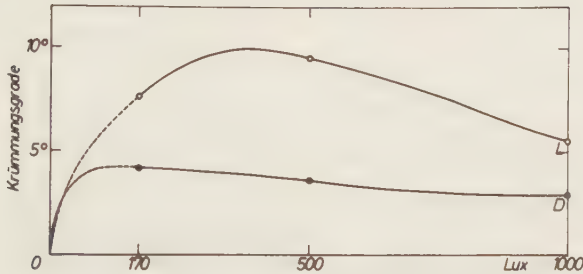


Abb. 7b Ausschnitt aus Abb. 7a
Hypothetischer Kurvenverlauf von 0 - 170 Lux (gestrichelte Linien)

Bei der höchsten geprüften Vorbelichtungsintensität, 3500 Lux, liegt der Schnittpunkt im Gegensatz zu den bisherigen Ergebnissen nicht mehr bei der entsprechenden Reizlichtintensität, sondern bereits bei etwa 1700 Lux (s. Abb. 10). Da dieses abweichende Verhalten sich daraus erklären könnte, daß sich ein 4 Tage lang bei 1800 Lux aufgezogener keimling innerhalb des 5. Tages nicht mehr auf eine höhere Lichtintensität umstellen kann, wurde ein zusätzlicher Versuch ausgeführt, bei dem die Pflanzen bereits vom 1.- 5. Tag mit 3500 Lux bestrahlt wurden. Die in Abb. 11 dargestellten Versuchswerte zeigen jedoch, daß auch in diesem Fall der Schnittpunkt in den Bereich niedrigerer phototropischer Reizintensitäten verschoben wird. Der Effekt ist hier sogar noch ausgeprägter als bei nur eintägiger Vorbelichtung mit 3500 Lux. Diese Erscheinung kann wohl so erklärt werden, daß die Vorbelichtung mit hohen Intensitäten (über 1800 Lux) die phototropische Empfindlichkeit der Lichtpflanzen gegenüber

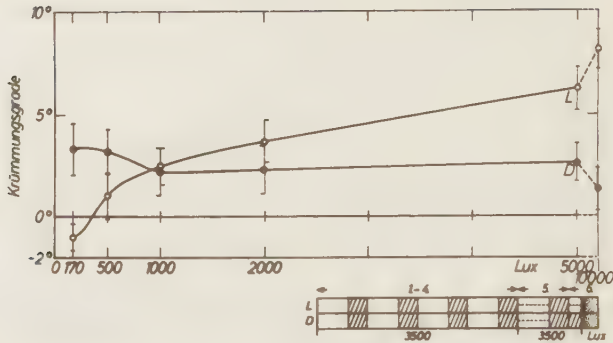


Abb. 11 Wie Abb. 6

Aufzuchs- und Vorbelichtungsintensität : 3500 Lux

schwächeren Lichtreizen erhöht.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß Vorbelichtung innerhalb bestimmter Grenzen (von den niedrigsten Intensitäten bis in die Nähe von 1800 Lux) ohne Wirkung auf das phototropische Verhalten der keimlinge bleibt, wenn die Intensitäten der Vorbelichtung und der einseitigen Belichtung die gleichen sind. Daß dies jedoch nur dann gilt, wenn die Dunkelpflanzen vom 1.- 5. Tag unter denselben Bedingungen aufwuchsen wie die Lichtpflanzen, geht aus dem folgenden Versuch hervor (Abb. 12). Es kamen hierbei etiolierte keimlinge zur Verwendung, die während ihrer Aufzucht im Dunklen nur die wenigen Minuten, die für ihr Einpflanzen und Gießen nötig waren, von rotem Licht beleuchtet wurden. Bis zum Reizversuch waren die beiden Gruppen in folgender Weise behandelt worden: Dunkelpflanzen: 1.- 6. Tag im Dunkeln; Lichtpflanzen: 1.- 4. Tag im Dunkeln, 5. und 6. Tag 1800 Lux. Diese Versuchsmethode ist ähnlich der von PRINGSHEIM und der einiger neuerer Autoren. Der Schnittpunkt der beiden kurven in Abb. 12

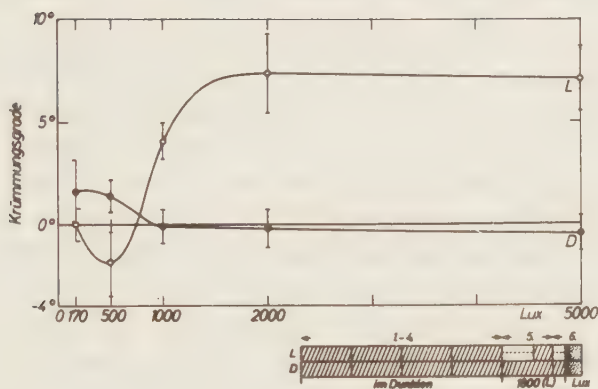


Abb. 12 Wie Abb. 6
Etiolierte Pflanzen, Vorbelichtungsintensität :
1800 Lux

liegt bei 700 Lux. Hierbei zeigt sich also nicht die sonst beobachtete Übereinstimmung der Lage des Schnittpunkts mit der Intensität der Vorbelichtung.

Trotzdem verschiebt sich der Schnittpunkt natürlich auch dann, wenn etiolierte Dunkelpflanzen zum Vergleich herangezogen werden, da sich der Kurvenverlauf bei den Lichtpflanzen mit der Vorbelichtungsintensität stetig ändert. Auf Grund dieses Befunds wäre eine Erweiterung der Untersuchungen von ZIMMERMAN und BRIGGS (1963), (vergl. Diskussion S.50,51) wünschenswert. Nach den bisherigen Erfahrungen mit Graskoleoptilen ist es wahrscheinlich, daß sich Monokotylen- und Dikotylenkeimlinge in ihren Reaktionen nicht so grundsätzlich voneinander unterscheiden, daß bei Avena im Gegensatz zu Helianthus die Intensität der Vorbelichtung keine Rolle spielen sollte.

b) Die Maxima der Krümmungskurven von Licht- und Dunkelpflanzen

Vergleicht man den Verlauf der Kurven in den Abbildungen 7a bis 10, so fällt auf, daß sich die Maxima der phototropischen Krümmungen mit wachsender Vorbelichtungsintensität in den Bereich höherer Reizintensitäten verschieben, und zwar sowohl bei Dunkel- als auch bei Lichtpflanzen.

Bei Lichtpflanzen, die bei 3500 Lux aufgezogen worden waren, findet sich das Maximum bei einer Reizstärke von mehr als 5000 Lux; dagegen liegt das Maximum bereits bei 500 Lux, wenn die Pflanzen nur mit 20 Lux vorbelichtet wurden.

Bei Dunkelpflanzen tritt das Krümmungsmaximum, das in den Abbildungen immer links vom Schnittpunkt liegt, bei sehr schwachen Reizintensitäten auf. Bei Variation der Vorbelichtungsintensität (am 5. Tag) ist dennoch auch hier eine gleichlaufende Verlagerung wie bei den Lichtpflanzen zu bemerken. Die Krümmung der Dunkelpflanzen ist also abhängig von der Vorbehandlung am 5. Tag. Damit wird bestätigt, daß tatsächlich nur dann vergleichbares Versuchsmaterial zur Verwendung gelangt, wenn auch die Dunkelpflanzen einen Tag mit der gewählten Vorbelichtungsintensität vorbelichtet werden.¹⁾

Bei den Kurven der Dunkelpflanzen kann man zusätzlich noch ein zweites, wenn auch viel schwächeres Krümmungsmaximum beobachten, das bei etwa 2000 Lux liegt. Dies ist möglicherweise eine Nachwirkung der 4-tägigen Aufzucht bei 1800 Lux. Für diese Annahme spricht die Tatsache, daß das zweite Krümmungsmaximum nicht auftritt, wenn die Pflanzen nie mit 1800 Lux bestrahlt wurden, was für jene Dunkelpflanzen zutrifft, die bei 3500 Lux oder aber völlig im Dunkeln aufgezogen wurden (s. Abb. 11 und 12).

¹⁾ Wie aus Abb. 4 zu ersehen ist, wird das Krümmungsausmaß zwar nach 6-stündigem Dunkelstellen konstant, dieser konstante Wert ist jedoch abhängig von der Lichtintensität während der Vorbehandlung. Darin kommt offenbar eine Nachwirkung der 15-22 Stunden zurückliegenden Vorbelichtung zum Ausdruck.

c) Negative phototropische Krümmungen bei Helianthus annuus

Negative phototropische Krümmungen sind bisher bei Keimlingen von Dikotylen noch nicht beobachtet worden. Solche Krümmungen können bei Helianthus annuus jedoch als Auswirkung der Vorbelichtung auftreten. Mit hoher Lichtintensität vorbelichtete Lichtpflanzen reagieren auf schwache phototropische Reizungen mit negativen Krümmungen, besonders dann, wenn die Differenz zwischen der Aufzuchtintensität (1.- 4. Tag) und der anschließenden eintägigen Vorbelichtungsintensität sehr groß war, wie es z.B. die Abbildungen 10 (1800 Lux gegenüber 3500 Lux) und 12 (Aufzucht im Dunkeln gegenüber Vorbelichtung mit 1800 Lux) zeigen. Um eine negative Krümmung zu erzielen, ist offensichtlich eine Art Schockbehandlung durch besonders große Sprünge in der Lichtintensität erforderlich, wobei es gleichgültig ist, ob diese zwischen der 4-tägigen Aufzuchtperiode und der Vorbelichtung am 5. Tag oder auch nur zwischen der Vorbelichtungsperiode und der phototropischen Reizung auftreten.

Abschließend wird auf zwei Ergebnisse hingewiesen, die darauf hindeuten, daß im phototropischen Verhalten von Koleoptilen und Helianthus-Keimlingen offensichtlich kein grundsätzlicher Unterschied besteht: Das eben geschilderte Auftreten von negativen Krümmungen und die Tatsache, daß die Dunkelpflanzen ihr Krümmungsmaximum bereits bei so niedrigen Reizlichtintensitäten erreichen, daß die bei etwas stärkeren Intensitäten wieder abnehmenden Krümmungswinkel kaum durch eine physiologische Schädigung verursacht sein können.

Von Übereinstimmungen im phototropischen Verhalten von Koleoptilen und Dikotylen berichten auch STEYER und LIBBERT (1964) in einer soeben erschienenen kurzen Mitteilung. Die beiden Autoren stellten Dosiswirkungskurven von im Dunkeln aufgezogenen Keimlingen von Lens esculenta auf und beobachteten dabei, daß bei denselben Lichtmengen, die

bei Avena die erste positive und die zweite positive Krümmung hervorrufen, auch bei diesen dikotylen Keimling zwei positive Maxima auftreten. Negative Krümmungen konnten sie bei ihren Versuchspflanzen allerdings nicht erhalten, offenbar sind diese auf vorbelichtete Keimlinge beschränkt.

4. Wirkung der antagonistischen Vorbelichtung im Vergleich zur Vorbelichtung von oben

Sämtliche bisher beschriebenen Ergebnisse zeigten, in welcher Weise eine Vorbelichtung von oben die phototropische Reaktion beeinflußt. Es ergab sich nun die Frage, ob auch dann der Schnittpunkt der Reaktionskurven der Licht- und Dunkelpflanzen bei gleicher Intensität von Vor- und Reizbelichtung liegt, wenn antagonistisch vorbelichtet wird.

Die für diesen Versuch verwendeten Keimlinge wurden folgendermaßen bis zur phototropischen Reizung behandelt: Lichtpflanzen: 1.- 4. Tag 1800 Lux von oben, 5. und 6. Tag je 700 Lux antagonistisch; Dunkelpflanzen: 1.- 4. Tag 1800 Lux von oben, nur am 5. Tag je 700 Lux antagonistisch. Die Versuchsanordnung bei der antagonistischen Vorbelichtung ist auf Abb. 2 wiedergegeben. Die Dauer der phototropischen Reizung betrug 15 Minuten, die Reizintensitäten waren dieselben wie bei den bisherigen Versuchen.

Die angegebene Vorbelichtungsintensität von 700 Lux bezieht sich auf jede der beiden Hypokotylhälften. Diese Lichtintensität ist dieselbe, wie die, welche bei senkrechter Vorbelichtung mit 1800 Lux als Streulicht seitlich auf das Hypokotyl (s.S. 4) auffällt. Bezogen auf die Hypokotylflanken entsprechen also die Intensitäten bei den beiden Vorbelichtungsmethoden einander. Die Intensität von 700 Lux wurde deshalb gewählt, weil die Möglichkeit zu bedenken war, daß das Hypokotyl das Perzeptionsorgan für die Vorbelichtung darstellt. In diesem Fall würde eine höhere Intensität, entsprechend den Lichtintensitäten von mehr als 1800 Lux bei Vorbelichtung von oben, die typische

Beziehung zwischen Vor- und Reizbelichtung bei der antagonistischen Vorbelichtung nicht mehr erkennen lassen.

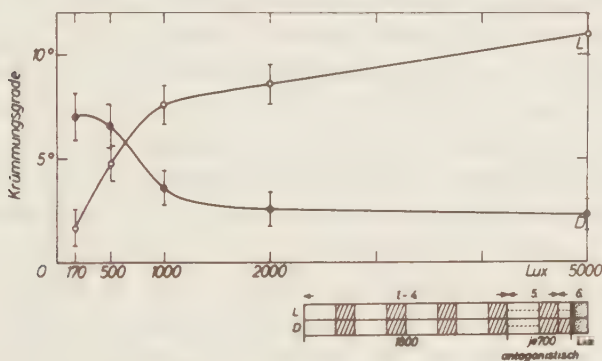


Abb. 13 Wie Abb. 6
Vorbelichtungsintensität : je 700 Lux antagonistisch

Das in Abb. 13 dargestellte Ergebnis zeigt nun, daß auch bei antagonistischer Vorbelichtung der Schnittpunkt bei einer Reizlichtintensität liegt, die annähernd derjenigen der Vorbelichtung entspricht, nämlich bei 660 Lux. Auch der Verlauf der Licht- und Dunkelpflanzenkurven stimmt im wesentlichen mit dem der Kurven überein, die bei Vorbelichtung mit 700 Lux von oben (s. Abb. 9) erhalten worden waren:

1. Die Maxima der Dunkelpflanzenkurven liegen in beiden Fällen bei einer Reizlichtintensität von etwa 170 Lux (s. Abb. 9 und 13); dagegen liegt das Krümmungsmaximum der Dunkelpflanzen, die bis zum 5. Aufzuchtstag mit 1800 Lux von oben vorbeleuchtet worden waren, bei 500 Lux (s. Abb. 6).
2. Bei den Lichtpflanzen treten keine negativen Krümmungen auf; die entsprechende Kurve der mit 1800 Lux vorbelichteten Keimlinge weist bei der Reizintensität von 170 Lux einen negativen Wert auf.

Aus diesem Ergebnis ist zu schließen, daß Vorbelichtung von oben und antagonistische Vorbelichtung auf die phototropische Reaktion in gleicher Weise wirken. Daß daraus jedoch nicht auf gleiche Empfindlichkeit des Hypokotyls und der Kotyledonen für die Vorbelichtung geschlossen werden kann, wird auf S. 40 erläutert werden.

Auf Grund des eben beschriebenen Versuchs kann das Ergebnis von PRINGSHEIM (1909 a), daß vorbelichtete Keimpflanzen (in diesem Fall Avena-Koleoptilen) jeweils dann die kürzeste Reaktionszeit aufweisen, wenn die Intensität des Reizlichts dieselbe ist wie die der Vorbelichtung, für Helianthus nicht bestätigt werden. Ein Hinweis auf die Ursache der unterschiedlichen Versuchsergebnisse dürfte sich jedoch schon aus PRINGSHEIMS Definition der Intensitäten bei der Vor- und Reizbelichtung ergeben. PRINGSHEIM belichtete allseitig durch Rotation vor einer seitlich stehenden Lichtquelle und reizte dann die Pflanzen bei gleichem Abstand mit derselben Lichtquelle. Bezieht man jedoch, wie in unserem Versuch, die Intensität auf die Bestrahlung einer Organhälfte, so läßt sich daraus ableiten, daß PRINGSHEIM seine Versuchspflanzen etwa mit der doppelten Lichtintensität reizte, mit der er sie vorbelichtet hatte.

B. Die Wirkungen der Vorbelichtung auf die phototropische Reaktion bei veränderter Reizdauer

1. Verlängerung der phototropischen Reizung bis zu einer Dauer von 6 Stunden

Nachdem sich bei einer Reizdauer von 15 Minuten Unterschiede in der Reaktion zwischen Licht- und Dunkelpflanzen gezeigt hatten, wurde geprüft, ob sich diese Unterschiede bei zunehmender Reizdauer (zunächst bis 90 Minuten) verändern.

Sämtliche im Abschnitt A beschriebenen Versuche umfassen eine Beobachtungsdauer von 90 Minuten. Da sich die Verände-

rungen bei sämtlichen nach 90 Minuten dauernder Reizung erhaltenen Kurven im Grundsätzlichen gleichen, genügt es, diese an einem einzigen Kurvenpaar zu demonstrieren. Als Beispiel diene jener Versuch, dessen 15-Minuten-Werte in Abb. 6 dargestellt sind. Die Kurven der Abb. 14 zeigen die dazugehörenden 90-Minuten-Werte (Dunkelpflanzen: 1.- 5. Tag 1800 Lux, Lichtpflanzen: 1.- 6. Tag 1800 Lux).

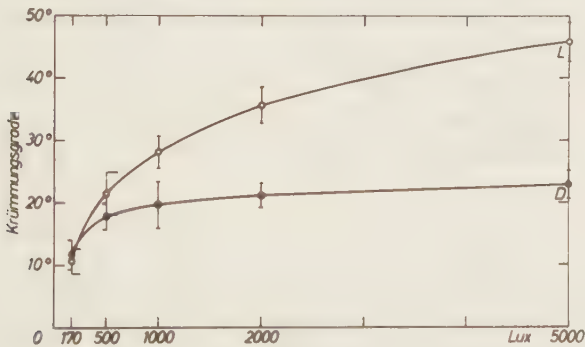


Abb. 14 Phototropische Krümmung von Lichtpflanzen (L) und Dunkelpflanzen (D) bei einer Reizdauer von 90 Minuten. (1800 Lux, s. Schema der Abb. 6)
Abszisse : Reizlichtintensitäten

Vergleicht man die Abbildungen 6 und 14 miteinander, so fallen zwei Verlagerungen auf: erstens findet sich der Schnittpunkt der Licht- und Dunkelpflanzenkurven nach einer Reizdauer von 90 Minuten bei einer beträchtlich niedrigeren Reizintensität (etwa 250 Lux) als nach einer Reizdauer von 15 Minuten (etwa 1700 Lux); zweitens tritt das Krümmungsmaximum der Dunkelpflanzen nun beim höchsten Reizwert auf.

Wie die Verschiebung des Schnittpunkts in Abhängigkeit von der Reizdauer verläuft, zeigt die Abb. 15. Aus dieser

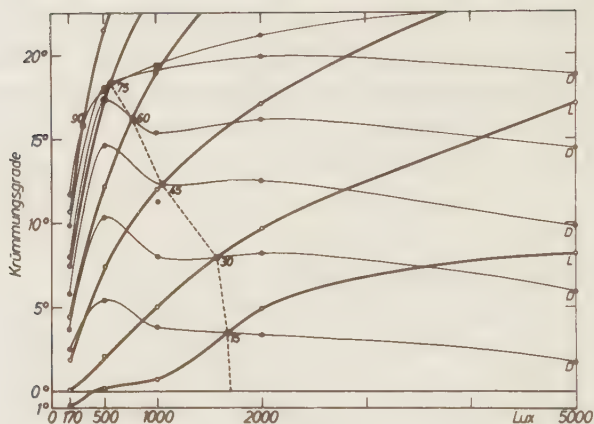


Abb. 15 Die Verlagerung des Schnittpunkts der Licht- und Dunkelpflanzenkurven in Abhängigkeit von der Reizdauer, die in Minuten an den Schnittpunkten angegeben ist. (1800 Lux)
Abszisse : Reizlichtintensitäten

Darstellung ist zu erkennen, daß die Wanderung des Schnittpunktes hauptsächlich durch eine Veränderung des Krümmungsverlaufs der Lichtpflanzen mit der Reizdauer verursacht wird. Während nämlich der maßgebende Teil der Dunkelpflanzenkurven mit zunehmender Dauer des Lichtreizes nahezu parallel zu höheren Krümmungswerten verschoben wird, bildet derjenige der Lichtpflanzenkurven einen immer steileren Winkel mit der Abszisse. Das bedeutet, daß die bei einer Reizdauer von 15 Minuten und schwächeren Intensitäten (unter 1800 Lux) zu beobachtende Hemmung der Lichtpflanzen gegenüber den Dunkelpflanzen bei steigender Reizdauer in den Bereich immer schwächerer Reizlichtintensitäten verschoben wird.

Ein zweiter Unterschied zwischen den 15-Minuten- und den 90-Minuten-Kurven (Abb. 6 bzw. 14) besteht in der Verlagerung des Krümmungsmaximums der Dunkelpflanzen. Entgegen der Er-

wartung trat bei Dunkelpflanzen das Krümmungsmaximum nach kurzer Reizdauer nicht bei der stärksten Reizintensität auf. Diese dem Reizmengengesetz widersprechende Erscheinung zeigt sich jedoch nach 90 Minuten dauernder Reizung nicht mehr.¹⁾ Aus Abb. 15 ist zu ersehen, daß die Krümmungshemmung bei Reizlichtintensitäten von mehr als 500 Lux erst bei einer Reizdauer von 75 Minuten überwunden wird.

Diese Hemmungsüberwindung kann bei Dunkelpflanzen noch wesentlich weiter hinausgezögert werden. In Abb. 16 ist ein Versuch dargestellt, bei dem etiolierte Dunkelpflanzen (Aufzucht s.S. 18, 19) mit Lichtintensitäten von 170 und 5000 Lux gereizt wurden.

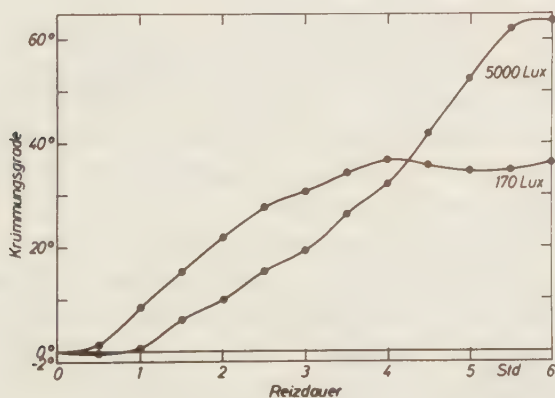


Abb. 16 Phototropische Krümmung von etiolierten Dunkelpflanzen bei den Reizlichtintensitäten 170 und 5000 Lux. (s.Schema der Abb. 12)

¹⁾ Dasselbe trifft übrigens auch für jene Lichtpflanzen zu, die nur mit 20 Lux vorbelichtet worden waren. Bei diesen trat nach einer Reizdauer von 15 Minuten das Maximum der Krümmung ebenfalls bereits lange vor dem höchsten Reizwert auf, nämlich bei 500 Lux (s.Abb. 7a).

Unter diesen Bedingungen krümmen sich die Keimlinge sogar während einer Reizdauer von rund 4 Stunden im schwächeren Reizlicht stärker als im intensiven. Erst nach Überschreitung dieser Reizdauer überwiegt die Wirkung der höheren Reizintensität.

Bei langer Reizdauer (bis zu 6 Stunden) ergeben sich weitere Veränderungen gegenüber kurzen Reizzeiten (Abb. 17). Die bei dieser Versuchsserie verwendeten Keimpflanzen waren vom 1.- 5. Tag, bzw. auch am 6. Tag (Lichtpflanzen) mit 1800 Lux belichtet worden. Zum Vergleich wurde der Versuch mit etiolierten Dunkelpflanzen ebenfalls in Abb. 17 eingetragen. Die phototropische Reizung erfolgte mit einer Intensität von 5000 Lux.

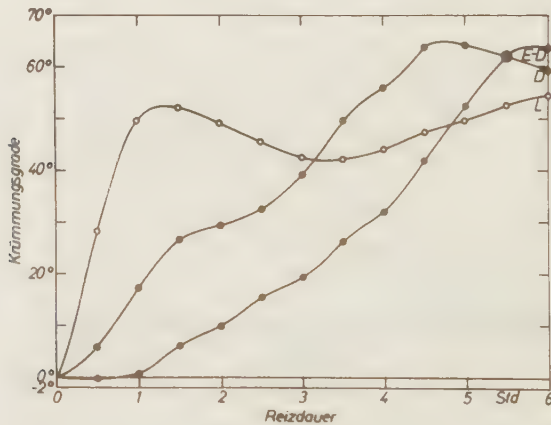


Abb. 17 Phototropische Krümmung von Lichtpflanzen (L) und Dunkelpflanzen (D) (1800 Lux) und, zum Vergleich, von etiolierten Dunkelpflanzen (E-D).
Reizlichtintensität : 5000 Lux

Es zeigte sich nun das überraschende Ergebnis, daß die stärksten Krümmungen im Endeffekt bei Dunkelpflanzen auftre-

ten (s.S. 15). Das Krümmungsmaximum der Dunkelpflanzen liegt um 23% höher als das erste Maximum der Lichtpflanzen. Es wird allerdings erst etwa $3\frac{1}{2}$ Stunden später erreicht.

Bei einem Vergleich der Krümmungskurven der Dunkelpflanzen (D) und der etioliierten Keimlinge (E-D) wird deutlich, welche Nachwirkungen die Belichtung während der Aufzuchsperiode (1800 Lux), deren Ende bereits 18 Stunden zurückliegt, auf die Krümmung der Pflanzen ausübt. Die einander sehr ähnlichen Kurven, die sogar gleiche Maximalwerte erreichen, unterscheiden sich hauptsächlich durch eine Parallelverschiebung, die darauf beruht, daß bei etioliierten Keimlingen die Reaktionszeit wesentlich länger ist. In der beschleunigten Anfangskrümmung der bei Licht aufgezogenen Dunkelpflanzen zeigt sich also deren höherer Phototonus. Diese Erklärung wird unterstützt durch die Tatsache, daß diese erste Krümmung bei Licht- und Dunkelpflanzen ihren Höhepunkt zur selben Zeit erreicht (nach einer Reizdauer von 90 Minuten). In der darauffolgenden- bei Dunkelpflanzen einstündigen - Krümmungshemmung scheint die einseitige Belichtung die gleiche stimulierende Wirkung wie eine allseitige Vorbelichtung zu besitzen, wodurch ein erneutes Ansteigen der Krümmung erfolgen kann. Bei etioliierten Keimlingen zeigt sich die entsprechende Krümmungshemmung zu Beginn der phototropischen Reizung als ungewöhnlich lange (60 min!) Latenzperiode. Durch eine rhythmisch "tonus-beeinflussende" und "reiz-auslösende" Wirkung der einseitigen Belichtung ist vielleicht auch der wellenförmige Kurvenverlauf der etioliierten Pflanzen zu interpretieren. Diese Erklärung stimmt mit PRINGSHEIMS Vorstellung überein, daß die einseitige Belichtung auch tonisch wie eine Vorbelichtung wirken kann. PRINGSHEIM hatte dieses Ergebnis aus einem allerdings nicht ganz übersichtlichen Versuch gewonnen, in dem er die Gegenseite der später gereizten Flanke "einseitig vorbelichtet" hatte.

2. Beobachtung der Anfangsphase der phototropischen Krümmung von Licht- und Dunkelpflanzen im Horizontalmikroskop

Die bisher geschilderten Ergebnisse lassen die Frage offen, wie sich die Vorbelichtung auf den Beginn der phototropischen Reaktion auswirkt. Diese Frage mußte infolge der Kleinheit der anfänglichen Krümmungswinkel mit dem Horizontalmikroskop untersucht werden (Methodik s.S. 8). Die verwendeten Versuchspflanzen waren vom 1.- 5. bzw. 6. Tag mit 1800 Lux vorbelichtet worden. Die Intensität der einseitigen Belichtung betrug 5000 Lux. Bei sämtlichen Einzelversuchen wurden die Keimlinge vor der phototropischen Reizung jeweils 20-25 Minuten bei Rotlicht beobachtet. Diese kurze Vorphase verändert die Reaktion der Lichtpflanzen nicht wesentlich, wie auf S. 10,11 (Abb. 4) nachgewiesen wurde. Die Nachwirkungen der eine Minute bzw. fünf Minuten dauernden Reizbelichtungen wurden ebenfalls bei rotem Licht registriert.

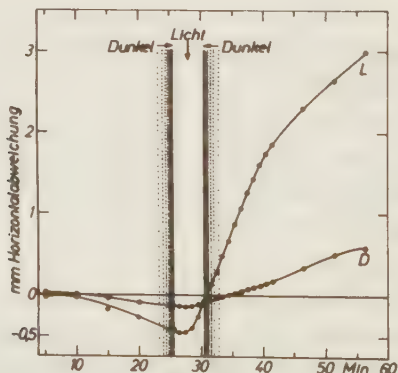


Abb. 18 Beobachtung der Anfangsphase der phototropischen Krümmung von Lichtpflanzen (L) und Dunkelpflanzen (D) im Horizontalmikroskop. (1800 Lux).
Belichtungsdauer : 5 Min. Reizlichtintensität: 5000 Lux
Abszisse : Beobachtungsdauer.
Mittelwerte aus 12 (L) bzw. 14 (D) Einzelbeobachtungen

Auf Abb. 18 sind die Reaktionskurven von Licht- und Dunkelpflanzen bei einer Reizdauer von 5 Minuten wiedergegeben. Aus ihnen ist zu ersehen, daß bei den Lichtpflanzen zwar am Anfang der Reaktion eine erheblich stärkere Krümmung auftritt als bei den Dunkelpflanzen, daß aber auch diese sich bereits nach kurzer Reizdauer zu krümmen beginnen. Bei makroskopischer Betrachtung war der Zeitpunkt des Krümmungsbeginns wegen des geringen Ausmaßes der Anfangsreaktion nicht erkennbar. Die Reaktionszeiten beider Pflanzengruppen unterscheiden sich nur wenig: Bei den Lichtpflanzen beträgt die Latenzzeit 2,6, bei den Dunkelpflanzen 3,7 Minuten. Dabei ist zu bemerken, daß die Krümmungen der Dunkelpflanzen zwar sehr gering sind (0,75mm Horizontalabweichung am Ende der 26 min langen Nachbeobachtung), daß diese schwach positiv-phototropische Bewegung jedoch bei jedem der 14 Einzelversuche einwandfrei zu erkennen war.

Aus diesem Ergebnis kann geschlossen werden, daß die Vorbelichtung nicht den Perzeptionsvorgang bei der phototropischen Reizung beeinflusst, sondern die Krümmungsfähigkeit des Hypokotyls steigert.

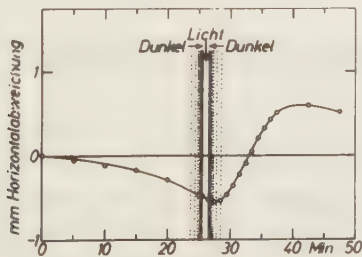


Abb. 19 Beobachtung der Anfangsphase der phototropischen Krümmung von Lichtpflanzen (1800 Lux) im Horizontalmikroskop.
Belichtungsdauer: 1 Min. Reizlichtintensität: 5000 Lux
Abszisse : Beobachtungsdauer
Mittelwerte aus 15 Einzelbeobachtungen

Als Ergänzung der eben beschriebenen Messungen wurde ein Versuch durchgeführt, der ergab, daß Helianthus-Keimlinge auf phototropische Reize wesentlich empfindlicher reagieren als bisher angenommen wurde. Abb. 19 zeigt die Reaktion von Lichtpflanzen auf einen phototropischen Reiz von 5000 Lux $\times$ 1 Minute. Bei sämtlichen 15 Einzelversuchen dieser Meßreihe konnte eine deutliche positive Krümmung beobachtet werden. Der Mittelwert der Reaktionszeit betrug 3,9 Minuten, die durchschnittliche Horizontalabweichung nach 15 Minuten 1,1 mm.

Zum gleichen Ergebnis, daß die phototropische Empfindlichkeit von dikotylen Keimlingen unerwartet hoch ist, gelangen auch STEYER und LIBBERT (1964) auf Grund ihrer Untersuchungen an Dunkelpflanzen von *Lens esculenta*.

Die in allen drei Versuchsreihen während der Vorbelichtung bei Rotlicht gefundene schwache negative Krümmung (bis 0,5mm) ist statistisch nicht gesichert. In hier nicht aufgeführten Vergleichsserien überwiegen gelegentlich auch positive Werte. Da die Keimpflanzen häufig recht stark nutieren, müßten wesentlich mehr Einzelversuche ausgeführt werden, um im Mittelwert jede Vorkrümmung auszuschalten.

II. Erklärungsversuche für die Wirkungen der Vorbelichtung

Im ersten Teil dieser Arbeit ist gezeigt worden, welchen Einfluß die Vorbelichtung auf die sichtbare phototropische Reaktion von Helianthus-Keimlingen ausübt. Im folgenden Abschnitt soll versucht werden, einem Verständnis der bisherigen Ergebnisse durch weitere Untersuchungen näher zu kommen.

A. Einfluß der Vorbelichtung auf die autonome Nutationsbewegung und die geotropische Krümmung

Da Dunkel- und Lichtpflanzen in ihrer phototropischen Reaktion deutliche Unterschiede gezeigt hatten, ergab sich

die Frage, ob sich diese verschiedene Vorbehandlung auch auf die geotropische Reaktionsweise und auf die autonomen Bewegungen der Keimlinge auswirkt.

Zur Untersuchung der Nutationsbewegungen wurden wiederum einerseits vom 1.- 5., andererseits bis zum 6. Tag mit 1800 Lux belichtete Pflanzen verwendet. Ein Versuch erstreckte sich jeweils über 3 Stunden, wobei in Abständen von je 30 Minuten die Wanderung einer an der Plumula angebrachten Marke auf einer Glasplatte aufgezeichnet wurde, die horizontal über den Keimlingen angebracht war. Die Ablesungen erfolgten bei rotem Licht.

Wie es schon A. H. BLAAUW (1915) an im Dunkeln aufgezogenen Keimlingen von *Helianthus globosus* beobachtet hatte, zeigte auch die hier untersuchte Spezies *annuus* Nutationsbewegungen in Ellipsenform, wobei die größere Ellipsenachse in der Kotyledonarebene liegt. Es wurde jedoch weiter gefunden, daß dieser deutlich ellipsenförmige Verlauf der Nutationsbewegung nur für Dunkelpflanzen gilt. Die an Lichtpflanzen beobachtete Bewegung stellt nur ein ständig die Richtung wechselndes Nutieren dar, dessen Ausmaß zudem wesentlich geringer ist als das bei den Dunkelpflanzen.

In Tabelle 1 sind die Mittelwerte des Horizontalausschlags dargestellt.

Tab. 1 Nutationsbewegungen von Licht- und Dunkelpflanzen. Die Zahlen geben den mm-Horizontalausschlag nach 3 Stunden an.

Nutationsbewegung	Lichtpflanzen	Dunkelpflanzen
senkrecht zur Kotyledonarebene	5,9	10,9
in Richtung d. Kotyledonarebene	6,2	16,7

Aus diesem Ergebnis kann geschlossen werden, daß die Vorbelichtung offenbar in den Wachstumsmechanismus, durch den

die Nutationsbewegungen verursacht werden, eingreift.

Sodann wurde der Einfluß der Vorbelichtung auf die geotropische Krümmung untersucht.

Dieses Problem ist schon mehrfach studiert worden, allerdings nur an Koleoptilen. BREMEKAMP (1921) fand, daß die Vorbelichtung dazu führt, daß sich die von ihm verwendeten Avena-Koleoptilen auf einen geotropischen Reiz hin, auf den zusätzlich noch ein mehrstündiges Klinostatieren folgte, zunächst negativ-geotropisch krümmten und daß diese Krümmung dann anschließend bei den vorbelichteten Pflanzen in eine "antitropische", d.h. positiv-geotropische Reaktion überging. Hierbei bleibt jedoch unklar, weshalb BREMEKAMP nicht als erste Reaktionsphase die sonst allgemein beobachtete positiv-geotropische Vorreaktion erhielt. Spätere Untersuchungen (STOPPEL 1923, FRANCK 1952) führten zu der Erkenntnis, daß eine allseitige Vorbelichtung die geotropische Aufkrümmung von Hordeum- bzw. Avena-Koleoptilen verzögert. Beide Autoren fanden außerdem, daß eine zwischen Vorbelichtung und geotropischen Reiz eingeschaltete Dunkelpause die Reaktion noch stärker hemmen kann. Weitere Untersuchungen über die Auswirkungen einer zwischen Vorbelichtung und geotropische Reaktion eingeschalteten Dunkelpause wurden von O. H. BLAAUW (1961) ausgeführt. In dieser Arbeit konnte außerdem eine unterschiedliche Wirkung von blauem und rotem Licht beobachtet werden.

Zur Überprüfung dieser teilweise widerspruchsvollen Angaben über die Beeinflussung der geotropischen Reaktion durch eine allseitige Vorbelichtung wurde dieses Problem an Helianthus untersucht. Auf den speziellen Fall der zwischengeschalteten Dunkelpausen mußte jedoch im Rahmen dieser Arbeit verzichtet werden.

Das Ergebnis der Untersuchung ist in Abb. 20 dargestellt. Als Versuchspflanzen dienten etioliierte Keimlinge, die auf die bereits früher beschriebene Weise (vgl. S. 20) vorbehandelt worden waren. Dasselbe Ergebnis brachte auch ein Versuch mit den sonst verwendeten, bei 1800 Lux aufgezogenen

Pflanzen. Es sei jedoch nur der Versuch mit den etiolierten Keimlingen dargestellt, weil bei diesem zusätzlich auch die Werte für das Absinken der Pflanzen unmittelbar nach dem Horizontallegen mit aufgezeichnet wurden.

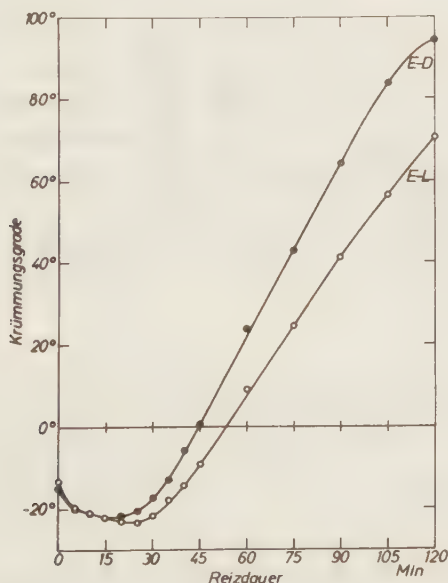


Abb. 20 Geotropische Reaktion von etiolierten Lichtpflanzen (E-L) und etiolierten Dunkelpflanzen (E-D). Vorbehandlung : s. Schema der Abb. 12. Die Meßwerte bei 0 Minuten Reizdauer geben das Absinken der Keimlinge sofort nach dem Horizontallegen an.

Wie aus Abb. 20 zu ersehen ist, konnte die schon früher beobachtete Verzögerung der geotropischen Aufkrümmung durch die Vorbelichtung bestätigt werden. Weiter läßt unser Versuch vermuten, worauf diese Erscheinung beruht. Die Verzögerung der Aufkrümmung bei den Lichtpflanzen dürfte sich

aus zwei Komponenten zusammensetzen: aus einer Förderung der positiv-geotropischen und einer Hemmung der negativ-geotropischen Krümmung. Nach BRAUNER und ZIPPERER (1961) kann bei der positiven geotropischen Reaktion von Avena-Koleoptilen zwischen einem passiven Absinken des Organs unter seinem Eigengewicht und einer aktiven positiven Krümmungsreaktion unterschieden werden. Daß nun die Vorbelichtung hauptsächlich in die aktive Phase eingreift, kann daraus geschlossen werden, daß die Lichtpflanzen, obwohl sie sofort nach dem Horizontallegen um fast 9% weniger tief absinken, eine gegenüber den Dunkelpflanzen um 10 Minuten verlängerte und um 2,7 Grad stärkere positive Krümmungsreaktion zeigten.

Wie ~~die~~ Versuche von O. H. BLAAUW (1961) an Avena-Koleoptilen andeuten, ist gerade bei dieser Untersuchung mit veränderten Ergebnissen zu rechnen, wenn die Vorbelichtungsintensität variiert wird.

Bisher wurde das Verhalten im Ganzen belichteter Pflanzen unter verschiedenen Bedingungen untersucht. Die Untersuchungen sollen im folgenden durch Beobachtungen der Wirkung der Vorbelichtung auf die einzelnen Organe ergänzt werden.

B. Der Einfluß der Dekapitation auf die Wirkung der Vorbelichtung bei der phototropischen Reaktion.

Vom 1.- 5. Tag mit 1800 Lux belichtete Pflanzen wurden am Abend des 5. Tages ~~in~~ Dunkle gestellt, und ein Teil dieser Keimlinge am nächsten Tag 2 Stunden lang mit je 1000 Lux antagonistisch vorbelichtet. Um den Einfluß der Dekapitation auf die Wirkung der Vorbelichtung zu untersuchen, wurde die eine Hälfte der Versuchspflanzen vor der Vorbelichtung dekapitiert, die andere Hälfte erst danach. Als Kontrollen dienten Dunkelpflanzen (D), die zur gleichen Zeit dekapitiert wurden wie die Lichtpflanzen (L), die also entweder nicht bzw. 2 Stunden lang verarmt waren. Die Reizintensität betrug 5000 Lux. Zur Darstellung der Ergebnisse

wurden die 90-Minuten-Werte genommen.

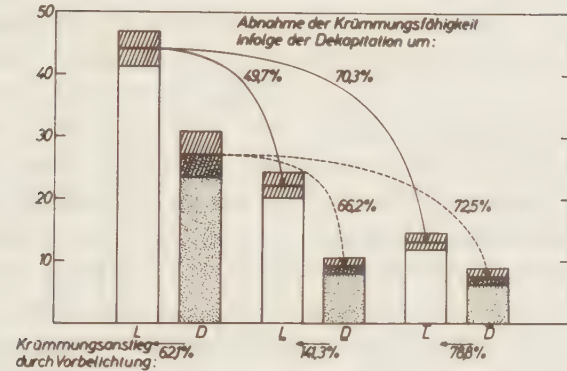


Abb. 21 Einfluß der Dekapitation auf die Vorbelichtungswirkung.

Vorbelichtungsdauer : 2 Stunden; Intensität : je 1000 Lux antagonistisch.

Ordinate : Krümmungsgrade nach einer phototropischen Reizung von 90 Minuten Dauer.

Reizlichtintensität : 5000 Lux.

L, D : Intakte Licht- und Dunkelpflanzen.

L, D : Dekapitation unmittelbar vor der phototropischen Reizung (bei Lichtpflanzen also nach der Vorbelichtung).

L, D : Dekapitation 2 Stunden vor der phototropischen Reizung (bei Lichtpflanzen also vor der Vorbelichtung).

Die Mittelwerte der Messungen sind in Abb. 21 wiedergegeben. Man erkennt, daß die phototropische Krümmung verschieden beeinflusst wird, je nachdem ob die Keimlinge vor oder nach der Vorbelichtung dekapiert wurden. Bei den Dunkelpflanzen macht sich eine Verarmungsdauer von 2 Stunden kaum bemerkbar: Gegenüber den intakten Keimlingen (D) nimmt die Krümmungsfähigkeit der 2 Stunden lang vorverarmten

Pflanzen ($\bar{D}$) nur um 6,3% mehr ab als die der direkt vor der phototropischen Reizung dekapitierten ($\underline{D}$) (relative Krümmungen: 33,8 bzw. 27,5 %). Bei den entsprechenden Lichtpflanzen dagegen zeigen sich größere Unterschiede: Hier nimmt die Krümmungsfähigkeit der 2 Stunden lang vorverarmten Pflanzen ($\bar{L}$) - also der vor der Vorbelichtung dekapitierten Pflanzen - um 20,6 % mehr ab als die der erst nach der Vorbelichtung dekapitierten Keimlinge ($\underline{L}$).

Die Ursache für diese Unterschiede wird erkennbar, wenn man jeweils innerhalb der einzelnen Serien die Krümmungswerte von vorbelichteten und dunkelgehaltenen Pflanzen miteinander vergleicht. Dabei zeigt sich, daß das Verhältnis der Meßwerte bei den 2 Stunden lang vorverarmten Keimlingen ähnlich bleibt wie bei den entsprechenden intakten Pflanzen: Die vorbelichteten Keimlinge krümmen sich in diesem Fall um 79 % stärker als die Dunkelpflanzen; bei intakten Pflanzen beträgt der Wert 62 %. Ganz anders sieht das Verhältnis bei den unmittelbar vor der Reizung dekapitierten Keimlingen aus: hier ist die Krümmungsfähigkeit der vorbelichteten um 141 % gegenüber den Dunkelpflanzen gesteigert.

Aus diesen Ergebnissen geht zwar hervor, daß die Vorbelichtung auch in dekapitierten Keimlingen das phototropische Reaktionsvermögen zu steigern vermag, andererseits wirkt sie sich jedoch wesentlich stärker aus, wenn sie bereits vor der Dekapitation erfolgt.

Um dieser Frage weiter nachgehen zu können, wurde nunmehr an intakten Pflanzen durch Abdecken einzelner Organe die Wirkung lokalisierter Vorbelichtung untersucht.

C. Getrennte Vorbelichtung des Hypokotyls und der Kotyledonen

Die Frage, ob die Empfindlichkeit für die Vorbelichtung in der Pflanze lokal verschieden ist, war schon von PRINGSHEIM (1909 a) aufgeworfen worden. Allerdings stellte er seine Untersuchungen an Paniceen-Keimlingen an, wodurch sich

seine Ergebnisse schwer auf unser Versuchsobjekt beziehen lassen. PRINGSHEIM (1909 a) beobachtete, daß die Reaktionszeit derjenigen keimlinge, deren Koleoptile während der Vorbelichtung verdunkelt gehalten wurde - bei denen also nur das Mesokotyl vorbelichtet wurde - zwischen der von ganz vorbelichteten und der von völlig vorverdunkelten Pflanzen lag.

Für unsere Versuchsserie kamen Keimlinge zur Verwendung, die wie bisher bei 1800 Lux aufgezogen worden waren. Am Abend des 5. Tages wurden sie ins Dunkle gestellt und verblieben dort bis zum Beginn der speziellen Vorbelichtung mindestens 15 Stunden. Die Dauer der Vorbelichtung betrug jeweils 2 Stunden.

Es wurden vier Versuchsreihen bei folgenden Belichtungsbedingungen durchgeführt:

1. Antagonistische Vorbelichtung nicht beschatteter keimlinge,
2. Antagonistische Vorbelichtung von keimlingen, deren kotyledonen verdunkelt waren,
3. Vorbelichtung unbeschatteter Keimlinge von oben,
4. Vorbelichtung der Keimlinge von oben bei Beschattung des Hypokotyls.

Die Abdeckung der Pflanzenorgane erfolgte mit schwarzenPapiergehäusen, die an einem eigenen Halter befestigt wurden, um eine Belastung der Pflanze zu vermeiden. Als Kontrollen dienten bei jedem Einzelversuch Dunkelpflanzen.

Als Lichtintensitäten wurden für die antagonistische Vorbelichtung 1000 Lux gewählt, für die Vorbelichtung von oben 2000 Lux. Wie der auf S. 24-26 geschilderte Versuch ergab, lassen sich die Ergebnisse bei diesen beiden Belichtungsarten - Vorbelichtung von oben und antagonistische Vorbelichtung - nur innerhalb jeder Gruppe quantitativ vergleichen.

Die erhaltenen Meßwerte zeigen die Abbildungen 22a u. b. Das auffallendste Resultat ist die Krümmungshemmung jener Keimlinge, deren Hypokotyl während der Vorbelichtung von oben verdunkelt gehalten wurde (Kurve 4a). Hierbei kann die verminderte phototropische Reaktion dieser Versuchspflanzen

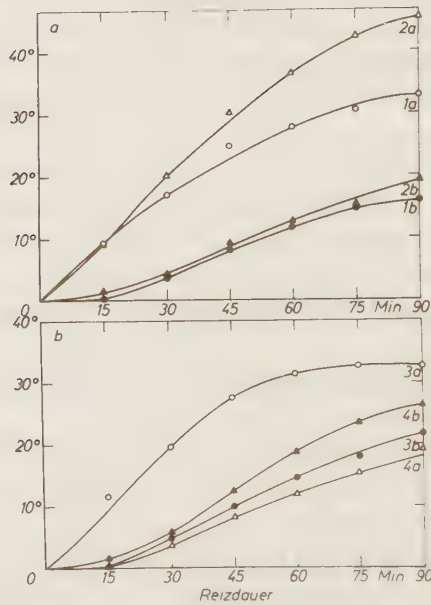


Abb. 22 Empfindlichkeit einzelner Pflanzenorgane für die Vorbelichtung.

Ordinate : Krümmungsgrade

Reizlichtintensität : 5000 Lux

22a : Antagonistische Vorbelichtung mit je 1000 Lux (Dauer: 2 Std.)

1a) ganze Pflanze vorbelichtet,

2a) Kotyledonen vor der Vorbelichtung verdunkelt gehalten.

22b : Vorbelichtung von oben mit 2000 Lux (2 Std.)

3a) ganze Pflanze vorbelichtet,

4a) Hypokotyl während der Vorbelichtung verdunkelt gehalten.

Sämtliche b-Kurven stellen die phototropischen Reaktionen von jeweils zur gleichen Zeit gereizten Dunkelkontrollen dar.

gegenüber ihren Dunkelkontrollen (Kurve 4b) sogar durch den doppelten mittleren Fehler gesichert werden; aber auch, wenn man die in diesem Versuch abnorm starken Krümmungswerte der Dunkelpflanzen abzieht, bleibt dennoch das Ergebnis, daß eine Vorbelichtung, die nur auf die Kotyledonen beschränkt ist, nicht die übliche Krümmungsfördernde Wirkung hat. Zum Vergleich diene die entsprechende Kurve (3a), die die Krümmungswerte von vollständig vorbelichteten Pflanzen zeigt.

Dasselbe Resultat ergibt sich aus der Versuchsreihe mit antagonistischer Vorbelichtung, bei der der Einfluß der Vorbelichtung auf das Hypokotyl untersucht wurde. Hier ist die phototropische Reaktion jener Pflanzen, deren Kotyledonen während der Vorbelichtung beschattet worden waren (2a), noch gesteigert gegenüber der Reaktion der im Ganzen vorbelichteten (1a). Bemerkenswert ist hierbei, daß diese Erscheinung noch nicht nach 15 Minuten langer phototropischer Reizung auftritt.

Auch die Resultate dieser Versuchsreihe bestätigen also die Annahme, daß die Empfindlichkeit für die Vorbelichtungswirkung im Hypokotyl lokalisiert ist.

D. Die Beeinflussung der Saugkraft durch allseitige Vorbelichtung und durch einseitige Belichtung.

Die bisher beschriebenen Versuche brachten bereits mehrere Hinweise dafür, welche physiologischen Faktoren in den Keimlingen durch die Vorbelichtung beeinflußt werden könnten. Zunächst war an eine Veränderung der Turgorverhältnisse zu denken.

Die Untersuchung der Abhängigkeit der osmotischen Zustandsgrößen von der Lichteinwirkung war schon Gegenstand mehrerer Arbeiten. Bei der Untersuchung des osmotischen Wertes in den beiden Flanken phototropisch gereizter Pflanzen wurden von KRAUS (1879) keine und von METZNER (1936) nur sehr geringe Unterschiede in der Zuckerkonzentration zwischen beiden Hälften gefunden; diesem Faktor konnte demnach keine ent-

scheidende Rolle beim Mechanismus der phototropischen Krümmung zugeschrieben werden. Dagegen fand COPELAND (1896), der den osmotischen Wert von im Licht aufgewachsenen und etiolierten Keimlingen bestimmte, bei etiolierten Pflanzen stets einen höheren osmotischen Wert in den kotyledonen und einen niedrigeren im Hypokotyl als bei den Lichtkontrollen. Eine Erhöhung der Wasser- und Zuckerpermeabilität nach Belichtung wurde von BRAUNER (1935, 1948) und von L. BRAUNER und M. BRAUNER (1936) beobachtet.

Die Beeinflussung der Saugkraft von Keimpflanzen durch das Licht wurde zum erstenmal von LAMBRECHT (1929) an Sinapis-kotyledonen untersucht. In diesen traten bei Verdunkelung höhere Saugkraftswerte auf. Welcher Art die Verhältnisse bei phototropischer Reizung sind, wurde von ZINSMEISTER (1960) an Blüten- und Fruchtstielen von *Cyclamen persicum* studiert. Er fand eine Erhöhung der Saugkraft des ganzen gereizten Organs gegenüber der Dunkelkontrolle, jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen Licht- und Schattenflanke. Dagegen konnte er bei den Blütenstielen eine Steigerung der Wasserpermeabilität in der Schattenflanke nachweisen.

Im folgenden sollte nachgeprüft werden, ob die von ZINSMEISTER an *Cyclamen* gefundenen Ergebnisse auch für *Helianthus-hypokotyle* zutreffen und ob dabei Unterschiede zwischen Licht- und Dunkelpflanzen auftreten.

Zu diesem Zweck wurde (entsprechend der Methode von ZINSMEISTER) die Saugkraft von 2 cm langen Hypokotylstücken, die unmittelbar unter dem kotyledonenansatz herausgeschnitten wurden, gravimetrisch bestimmt. Die Hypokotylzylinder von gereizten Pflanzen wurden in ihre Licht- und Schattenflanken halbiert, als Kontrollen dienten Spalthälften von ungereizten Pflanzen. Je 10 Spalthälften wurden auf einer Analysenwaage gewogen und sodann in Wasser und eine Konzentrationsreihe von 0,1-0,3 molarer Mannitlösung eingebracht. Nach einstündigem Aufenthalt wurde die Gewichtsänderung der Hypokotylzylinder festgestellt.

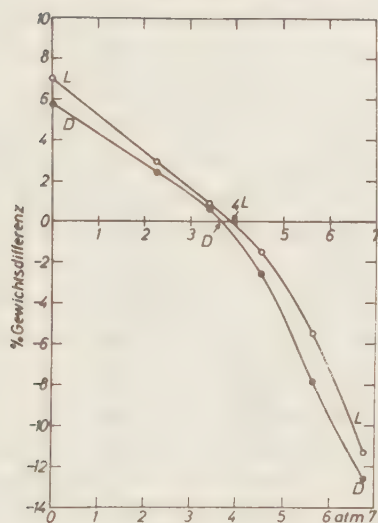


Abb. 23 Gravimetrische Bestimmung der Saugkraft von Spaltheilföhlen von Lichtpflanzen (L) und Dunkelpflanzen (D) (Aufzucht bei 1800 Lux).

In Abb. 23 sind die Saugkraftskurven von in der üblichen Weise vom 1.- 5. Tag mit 1800 Lux behandelten Licht- und Dunkelpflanzen dargestellt. Man sieht, daß die Saugkraft der Lichtpflanzen um 6,8 % höher liegt als die der Dunkelpflanzen. Aus diesem Ergebnis und dem Befund von LAMBRECHT folgt, daß Verdunkelung die Saugkraft des Hypokotyls und der Kotyledonen offenbar genau entgegengesetzt beeinflusst.

In einer weiteren Versuchsserie wurde geprüft, ob sich die Saugkraftswerte der beiden Flanken phototropisch gereizter Licht- bzw. Dunkelpflanzen unterscheiden. Hierzu wurden die beiden Pflanzengruppen jeweils 30 Minuten mit einer Lichtintensität von 5000 Lux einseitig gereizt.

Abb. 24 a zeigt das Ergebnis bei den Lichtpflanzen. Zwischen den Saugkraftswerten der beiden Flanken konnte kein

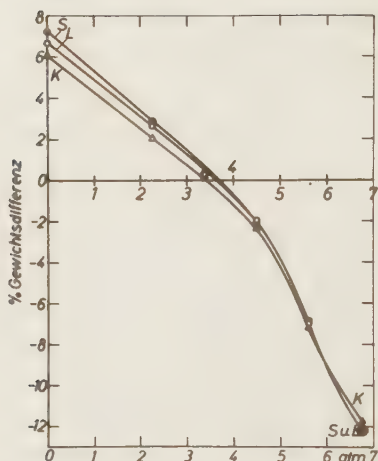


Abb. 24a

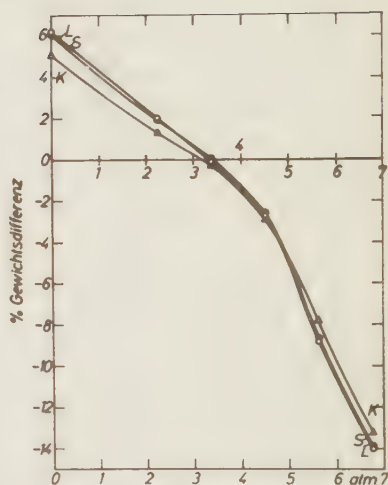


Abb. 24b

Abb. 24a Gravimetrische Bestimmung der Saugkraft der Lichtflanken (L) und Schattenflanken (S) einseitig beleuchteter Lichtpflanzen (Aufzucht bei 1800 Lux).

Reizdauer : 30 Minuten

Reizlichtintensität : 5000 Lux.

K : ungereizte Lichtpflanzenkontrollen.

Abb. 24b Gravimetrische Bestimmung der Saugkraft der Lichtflanken (L) und Schattenflanken (S) einseitig beleuchteter Dunkelpflanzen (Aufzucht bei 1800 Lux).

Reizdauer : 30 Minuten

Reizlichtintensität : 5000 Lux.

K : ungereizte Dunkelpflanzenkontrollen.

signifikanter Unterschied festgestellt werden. Jedoch zeigte sich eine etwas größere Wasserpermeabilität der gereizten Pflanzen gegenüber der Kontrolle (ungereizte Lichtpflanzen). Im hypotonischen Medium konnte außerdem eine geringfügig stärkere Wasseraufnahme der Schattenflanke beobachtet werden.

Abb. 24b zeigt den entsprechenden Versuch mit Dunkelpflanzen. Das Ergebnis ist ähnlich wie bei den Lichtpflanzen mit dem einen Unterschied, daß hier keine Wasseraufnahmedifferenz zwischen Licht- und Schattenhälfte mehr feststellbar ist.

In weiteren derartigen Versuchen wurde die Dauer der einseitigen Reizung variiert. Dabei ergaben sich jedoch keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den bisherigen Ergebnissen. Diese Befunde lassen vermuten, daß der Saugkraft bei der phototropischen und der geotropischen Reaktion eine recht verschiedene Bedeutung zukommt. L. und M. BRAUNER (1961) hatten festgestellt, daß die Saugkraft im gesamten geotropisch gereizten Organ gegenüber den Vertikalkontrollen sehr stark zunimmt und daß bereits im Bereich des Schwellenwertes der geotropischen Induktion ein deutlicher Saugkraftunterschied zwischen Ober- und Unterseite auftritt. Dagegen wird bei der geotropischen Induktion die Wasserpermeabilität offenbar nicht beeinflusst.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die von ZINSMEISTER bei Blütenstielen von *Cyclamen persicum* gefundenen Permeabilitätsverhältnisse im wesentlichen auch für phototropisch gereizte *Helianthus*-Keimlinge zutreffen. Die Differenz in den Saugkraftsverhältnissen mag durch die unterschiedliche Versuchsdurchführung erklärt werden: Die Dauer der phototropischen Reizung betrug bei ZINSMEISTER 17 bzw. 40 Stunden, während der die Kontrollen dunkelgehalten wurden. Wie schon früher gezeigt worden ist (s.S. 31), kann jedoch die einseitige Belichtung wie eine Vorbelichtung wirken, sodaß in diesem Fall wohl ein Unterschied zwischen Licht- und Dunkelorganen entstanden ist.

E. Die Wuchsstoffempfindlichkeit von Licht- und Dunkelpflanzen

Als Erklärung für das unterschiedliche Wachstum von Licht- und Dunkelpflanzen wurde schon mehrfach eine Änderung der Auxinempfindlichkeit angenommen. Van OVERBEEK (1933) unter-

suchte das Wachstum von dekapitierten und sodann mit Wuchsstoffagar versehenen Raphanuskeimlingen im Licht und im Dunkeln und fand, daß Belichtung das Reaktionsvermögen der Hypokotyle auf Wuchsstoff verringert. Zu dem gleichen Resultat gelangte DIEMER (1961) an 2 Tage lang verarmten Helianthus-Keimlingen. Bei einseitigem Auftragen von Lanolinpastenstreifen auf dunkelgehaltene bzw. vorbelichtete Hypokotyle entwickelte sich in DIEMERs Experimenten bei den Dunkelpflanzen ein größerer Krümmungswinkel, woraus auf deren höhere Wuchsstoffempfindlichkeit zu schließen war.

Zu ganz anderen Ergebnissen kamen dagegen Forscher, die dasselbe Problem in der Weise untersuchten, daß als Maß der Wuchsstoffempfindlichkeit der Zuwachs von Koleoptilzylindern (*Avena*) in Auxinbädern ermittelt wurde. Mit dieser Versuchsmethode fanden LIVERMAN und BONNER (1953) eine deutliche Zunahme der Gewebeempfindlichkeit für Wuchsstoff nach Behandlung mit rotem Licht; GENTILE und KLEIN (1964) dagegen konnten keine Wirkung einer Vorbehandlung mit blauem, grünem, hellrotem und dunkelrotem Licht feststellen.

Dieses unterschiedliche Verhalten ließ es notwendig erscheinen, die Wirkung der Vorbelichtung auf die Wuchsstoffempfindlichkeit auch bei *Helianthus* mit der Auxinbad-Methode zu prüfen. Es wurden Licht- und Dunkelpflanzen (Aufzucht und Vorbelichtung bei 1800 Lux) verwendet. Aus den Hypokotylen dieser Keimlinge wurden unterhalb des Ansatzes der Kotedonen 20 mm lange Zylinder herausgeschnitten. Je fünf dieser Hypokotylzylinder wurden in 20 ml der Testlösungen gebracht und nach einem 16 Stunden langen Aufenthalt im Dunkeln auf der Schüttelmaschine auf ihren Längenzuwachs geprüft. Als Testlösungen dienten gepufferte IES-Lösungen verschiedener Konzentrationen (10^{-7} - 10^{-3} ^{IES} m/60 Phosphatpuffer, P_H 5,9) und als Kontrolle die IES-freie Pufferlösung.

Das Ergebnis dieses Versuchs ist in Abb. 25 dargestellt. Man sieht, daß die Hypokotylzylinder der Lichtpflanzen in sämtlichen Konzentrationsstufen einen etwas stärkeren Zuwachs zeigen als die Dunkelpflanzen. Die gleiche Wirkung der Vor-

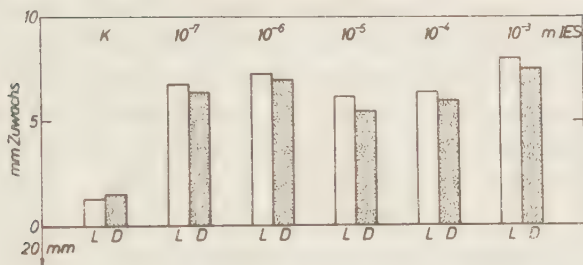


Abb. 25 Auxinempfindlichkeit der Hypokotyle von Lichtpflanzen (L) und Dunkelpflanzen (D) (Aufzucht bei 1800 Lux).
K : IES-freie Pufferkontrolle.

belichtung finden auch LIVERMAN und BONNER. Diese Übereinstimmung ist insofern unerwartet, als für die in den betreffenden Untersuchungen angewandten Lichtarten gegenteilige Wirkungen auf das Wachstum der Versuchspflanzen nachgewiesen wurden. Während das Wachstum der Avena-Koleoptile durch Rotlicht gefördert wird (LIVERMAN und BONNER), hemmt Weißlicht das Wachstum des Helianthushypokotyls. Andererseits konnte LOCKHART (1958) nachweisen, daß Rotlicht das Wachstum des Helianthushypokotyls - im Gegensatz zu dem von Avena - ebenfalls hemmt, das also das Helianthushypokotyl durch rotes und weißes Licht in gleicher Weise beeinflusst wird. Aus diesen Resultaten kann jedoch wohl kaum bereits der Schluß gezogen werden, daß das Längenwachstum nicht von der Auxinempfindlichkeit abhängig ist, da zunächst geklärt werden müßte, wodurch der Gegensatz unseres Versuchsergebnisses zu den Resultaten von van OVERBEEK (1933) und DIEMER (1961) zustande kommt. Wahrscheinlich wird das Ergebnis entscheidend dadurch beeinflusst, ob das Hypokotyl noch in Verbindung mit der Wurzel steht - wie bei van OVERBEEK und DIEMER - oder ob

- wie bei LIVERMAN und BONNER und in unseren Versuchen - mit abgeschnittenen ^{Koleoptil- bzw.} Hypokotylzylindern experimentiert wird. Diese Vermutung wird durch Untersuchungen von v. GUTTENBERG und ZETSCHKE (1956) gestützt, die ergaben, daß die Wurzeln entscheidend in den Auxinhaushalt des Sprosses eingreifen.

Auffällig ist weiterhin, daß die Zuwachskurve sowohl bei den Lichtpflanzen wie auch bei den Dunkelpflanzen zwei Gipfel aufweist (bei 10^{-6} und 10^{-3} m IES-Lösung), die bei Lichtpflanzen auch schon von BRAUNER und BÖCK (1963) beobachtet worden waren. Die Ursache dieses Kurvenverlaufs ist jedoch noch nicht bekannt.

Diskussion

a) Das phototropische Krümmungsverhalten

Eines der wesentlichsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit ist der Befund, daß das phototropische Krümmungsvermögen von Helianthus-Keimlingen in gesetzmäßiger Weise von der Intensität einer vorhergehenden Bestrahlung mit weißem Licht beeinflußt wird. Bei Erhöhung der Vorbelichtungsintensität um einen bestimmten Betrag verschiebt sich das Maximum der Krümmungskurve, die man bei Variation der Reizlichtintensität erhält, proportional der Vorbelichtungsintensität nach höheren Reizlichtintensitäten hin (Abb. 6 - 9).

Ein Vergleich dieser Ergebnisse mit den Resultaten früherer Arbeiten wird leider durch die beträchtlichen Unterschiede in den Versuchsbedingungen erschwert. ZIMMERMAN und BRIGGS (1963 a), die ähnliche Versuche anstellten, arbeiteten mit Graskoleoptilen (Avena) und verwendeten außerdem rotes Licht zur Vorbelichtung. Obwohl bei dieser Art der Vorbelichtung nach unseren bisherigen Kenntnissen von der Wachstumsbeeinflussung durch rotes Licht (l.c. S. 49) bei weißem Licht andere Resultate zu erwarten wären, finden erstaunlicherweise auch ZIMMERMAN und BRIGGS bei ihrer Vorbelichtung eine

ähnliche Verschiebung der Dosiswirkungskurve, wie sie hier für *Helianthus* nachgewiesen wurde. Dieser Befund gilt bei *Avena* allerdings nur für den Bereich der ersten positiven und der ersten negativen Krümmung, während der Kurventeil der zweiten positiven Krümmung etwas nach schwächerem Reizlicht hin verschoben ist. Dies bedeutet, daß im ersten Bereich durch die Rotlichtvorbelichtung die Lichtempfindlichkeit der Keimlinge vermindert, im zweiten dagegen erhöht wird. ZIMMERMAN und BRIGGS arbeiteten leider nur mit einer einzigen Vorbelichtungsstärke. Es ist anzunehmen, daß bei Variation der Intensität der Vorbelichtung eine andere Verteilung der Zunahme bzw. der Abnahme der Empfindlichkeit im untersuchten Kurvenbereich auftreten würde. Diese Annahme wird gestützt durch Versuche von ASOMANING und GALSTON (1961) an *Avena*, in denen sich - je nach der Dosis der Vorbelichtung - eine Steigerung bzw. eine Verminderung der Empfindlichkeit für die erste positive Krümmung nachweisen ließ.

Eine weitere wichtige Frage ist, ob sich unsere bei Variation des Reizlichts erhaltene eingipfelige Dosiswirkungskurve mit den "Krümmungssystemen"¹⁾ der *Avena*-Koleoptile vergleichen läßt. Die in den Hauptversuchen angewandten Reizlichtmengen I + t wären bei *Avena* für den Abschnitt von der zweiten bis zur dritten positiven Krümmung kennzeichnend; da jedoch in unserem Fall der Zeitfaktor t im Vergleich mit den üblichen Versuchen an *Avena* sehr groß gewählt wurde, sind die Bedingungen nicht unmittelbar vergleichbar.

Die von STEYER und LIBBERT (1964) für *Lens esculenta* erhaltene Dosiswirkungskurve entspricht zwar im ersten und zweiten positiven Maximum der von *Avena*; ob bei *Helianthus* gleiche Verhältnisse vorliegen, kann bisher noch nicht entschieden werden.

¹⁾ Als "Krümmungssysteme" haben ZIMMERMAN und BRIGGS (1963) die verschiedenen Bereiche der Dosiswirkungskurve bezeichnet. Bei steigender Reizlichtstärke folgen bei *Avena* im Wechsel positive und negative Krümmungsbereiche (= Krümmungssysteme) aufeinander.

b) Stoffwechselphysiologische Auswirkungen der Vorbelichtung

Es wurde schon mehrfach versucht, die Wirkungen, welche die Vorbelichtung mit rotem Licht auf das Krümmungsverhalten der Koleoptilen ausübt, auf eine direkte Beeinflussung von Stoffwechselvorgängen durch das Licht zurückzuführen. Entsprechend der allgemeinen Auffassung, daß Vorbelichtung eine Empfindlichkeitsverschiebung innerhalb der einzelnen "Krümmungssysteme" zur Folge hat, wurden in erster Linie diejenigen Faktoren berücksichtigt, durch die sich die einzelnen "Krümmungssysteme" voneinander unterscheiden, d.h. die absorbierenden Pigmente [FMN, Carotinoide; ASOMANING und GALSTON (1961), COHEN und GOODWIN (1962)] und die Auxinverhältnisse (BLAAUW-JANSEN, 1959; BRIGGS, 1963a).

Da in den zitierten Arbeiten nur Koleoptilen untersucht wurden, ist zunächst zu fragen, welche physiologischen Vorgänge durch die Vorbelichtung bei dem von uns verwendeten Versuchsobjekt beeinflußt werden könnten.

Die Bedeutung einer Veränderung der gelben Pigmente ist bei *Helianthus* noch nicht bekannt.

Der Turgor wird durch Vorbelichtung in so geringem Maße beeinflußt (s.S. 45-47), daß dieser Faktor nicht wesentlich an dem beobachteten Vorbelichtungseffekt beteiligt sein dürfte.

Die Wirkung der Vorbelichtung auf die Auxinempfindlichkeit ist noch umstritten, doch sprechen die Untersuchungen von GENTILE und KLEIN (1964), wie auch unsere eigenen Ergebnisse (s.S. 48-50), gegen eine wesentliche Bedeutung dieses Faktors.

Dagegen ist ein Einfluß des Lichts auf den Auxinhaushalt der Keimlinge durchaus in Betracht zu ziehen. Wahrscheinlich handelt es sich dabei weniger um eine durch Licht verursachte Bildung bzw. Zerstörung des Auxins in den Kotyledonen und der Plumula als vielmehr um eine Einwirkung der Vorbelichtung auf das schon im krümmungsfähigen Hypokotylabschnitt befindliche Auxin.

Für diese Annahme sprechen folgende Tatsachen:

1. Der Hauptvorrat der Keimlinge an Auxin befindet sich in den Kotyledonen (BRAUNER und HAGER, 1958). Lichtpflanzen, die vor der Vorbelichtung dekapitiert wurden, krümmen sich jedoch im selben Verhältnis stärker als dekapitierte Dunkelpflanzen, wie es bei intakten Keimlingen der Fall ist (s.S. 39,40). Wurden dagegen die Hypokotyle intakter Pflanzen während der Vorbelichtung verdunkelt und nur die Kotyledonen vorbelichtet, dann zeigen solche Keimlinge die gleiche phototropische Reaktion wie Dunkelpflanzen (s.S. 41-43). Für den geringen Einfluß der Belichtung auf die Wuchsstoffproduktion im Bildungsort sprechen auch Versuche von BRIGGS (1963 a), der an Graskeimlingen zeigen konnte, daß eine Vorbelichtung (mit rotem Licht) der abgeschnittenen Koleoptilspitze keinen Einfluß auf ihre Abgabe von diffusiblem Auxin hat.

2. Über die Veränderungen des Wuchsstoffgehalts bei Lichteinwirkung liegen mehrere Untersuchungen vor. Bei Dikotylen fanden van OVERBEEK (1933), NAVEZ (1933) und v.GUTTENBERG und ZETSCHKE (1956) nach Belichtung mit weißem Licht einen Anstieg an abfänglichem Auxin. [Bemerkenswert erscheint in diesem Zusammenhang allerdings eine von BRIGGS (1963 a) bei Avena beobachtete Abnahme nach Belichtung mit rotem Licht.]

Eine weitere Wirkung der Vorbelichtung besteht, wie BAYER (1961) für *helianthus annuus* nachweisen konnte, in der Bildung eines Hemmstoffs, der die Wuchsstoffkrümmungen abschwächt.

Anhand aller dieser Tatsachen soll nun versucht werden, die von uns beobachteten Wirkungen der Vorbelichtung auf die phototropische Reaktion zu erklären. Eine Möglichkeit dazu ergibt sich aus dem gesetzmäßigen Auftreten eines Schnittpunkts der Dosiswirkungskurven von Licht- und Dunkelpflanzen. Berücksichtigt man die oben besprochenen Befunde, so läßt sich unser Ergebnis am besten durch die Annahme erklären, daß sich im Hypokotyl der Lichtpflanzen zwei antagonistische

Vorgänge abspielen: Die Vorbelichtung bewirkt einerseits einen Anstieg des Gehalts an diffusiblem Auxin, andererseits aber auch an Hemmstoff. Durch die Gegenwirkung dieser beiden Effekte könnten bei einer bestimmten Reizlichtintensität - die immer in einem bestimmten Verhältnis zur Vorbelichtungsintensität steht - gleich starke Krümmungen bei Licht- und Dunkelpflanzen ausgelöst werden, und zwar in der Weise, daß bei den Lichtpflanzen der Gehalt an Hemmstoff im Verhältnis zur Vorbelichtungsintensität stärker zunimmt als der Gehalt an Auxin. Dadurch würde die Reaktionsfähigkeit der Lichtpflanzen ständig abnehmen, was in einer Verschiebung des Schnittpunkts beider Kurven nach den höheren Reizlichtintensitäten hin seinen Ausdruck findet.

Es bleibt nun noch die Frage, wie der stets gleichbleibende Kurvenverlauf bei Reizintensitäten unter und über der des Schnittpunkts gedeutet werden könnte. Die größere Empfindlichkeit der Dunkelpflanzen bei Reizlichtintensitäten unter der des Schnittpunkts könnte vielleicht durch einen ähnlichen Effekt verursacht werden, wie ihn GILLESPIE-PICKARD und THIMANN (1964) an *Avena* beobachtet haben: Die beiden Forscher fanden - im Zusammenhang mit der Untersuchung der transversalen Auxin-Verschiebung in der einseitig belichteten Koeoptile - , daß bei Reizmengen, die die erste positive Krümmung auslösen, die Auxin-Asymmetrie zwischen Licht- und Schattenflanke von der Menge des dargebotenen Auxins abhängig ist. Wird das gereizte Organ mit wenig Auxin versorgt, so tritt eine stärkere Asymmetrie der Auxin-Konzentration zwischen Licht- und Schattenflanke (und dadurch eine stärkere Krümmung) auf als bei höheren Auxingaben. Bei Reizlichtintensitäten im Bereich der zweiten positiven Krümmung konnten GILLESPIE-PICKARD und THIMANN diese Abhängigkeit von der Menge des vorhandenen Auxins in Koeoptilen nicht beobachten.

Nimmt man nun für *Helianthus annuus* ähnliche Voraussetzungen an, so müßte hier bei niedrigen Reizlichtintensitäten bei den Dunkelpflanzen wegen ihres geringen Auxin-

gehaltenes die stärkere Auxin-Asymmetrie auftreten; diese Verhältnisse könnten dann für die größeren Krümmungswinkel in diesem Bereich verantwortlich sein. Dadurch würde auch das Ende der Schnittpunktswanderung bei dem relativ niedrigen Wert von 1800 Lux für Vorbelichtungsintensität = Reizlichtintensität eine Erklärung finden.

Eine Deutung der verringerten Empfindlichkeit der Dunkelpflanzen gegen höhere Reizlichtintensitäten ist beträchtlich schwieriger. Es dürften hier ähnliche Vorgänge mitspielen wie bei den negativen Krümmungen von Avena, deren Ursachen ja noch keineswegs geklärt sind. Ob eine Photolyse des Auxins mit Hemmstoffbildung, wie sie MEYER (1958) für Avena annimmt, beteiligt ist, bleibt noch nachzuprüfen. Nach den Ergebnissen von BAYER (1961) ist diese Annahme jedoch nicht ausgeschlossen.

Eine weitere Möglichkeit, dem Problem näher zu kommen, ist von KURAISHI und MUIR (1964) aufgezeigt worden. Diese Forscher untersuchten das diffusible Auxin von Helianthus annuus papierchromatographisch und fanden, daß die Keimlinge Auxine verschiedener R_F -Bereiche enthalten, je nachdem sie im Tageslicht oder im Dunklen aufgewachsen waren.

Zusammenfassung

Es wurde untersucht, wie sich eine allseitige Vorbelichtung mit weißem Licht auf die phototropische Krümmung von Helianthus-Keimlingen auswirkt. Keimlinge, die nach ihrer Aufzucht im Licht/Dunkelwechsel vor der phototropischen Reizung mindestens 15 Stunden in völliger Dunkelheit verblieben waren, sollen als "Dunkelpflanzen", solche, die vor der phototropischen Reizung mindestens 6 Stunden symmetrisch vorbelichtet worden waren, als "Lichtpflanzen" bezeichnet werden. Es ergaben sich folgende Resultate:

1. Dunkelpflanzen stellen sich auf allseitige Belichtung schneller um als Lichtpflanzen auf Dunkelheit. Nach etwa 6 Stunden wird jedoch bei beiden Gruppen die endgültige Adaptation an den neuen Zustand erreicht.

2. Für die Hauptversuche wurden von Licht- und Dunkelpflanzen Dosiswirkungskurven aufgestellt. Dabei blieb die Reizdauer konstant, 15 Minuten, die Reizlichtintensitäten wurden von 170 bis 5000 Lux variiert. Die Vorbelichtung erfolgte mit Intensitäten von 20 bis 3500 Lux.

Es zeigte sich, daß bei Vorbelichtung im Bereich von 20 bis 1800 Lux die Kurven der Licht- und Dunkelpflanzen sich jeweils bei derjenigen Reizlichtintensität überkreuzen, die der Intensität der Vorbelichtung gleich ist. Bei Erhöhung der Vorbelichtungsintensität verschieben sich auch die Maxima der Dosiswirkungskurven im gleichen Sinn. Das Krümmungsmaximum der Dunkelpflanzen liegt jeweils bei einer Reizlichtintensität unterhalb der des Schnittpunkts, das der Lichtpflanzen stets oberhalb der des Schnittpunkts.

3. Wenn mit hoher Lichtintensität vorbestrahlte Helianthus-Keimlinge einer sehr schwachen einseitigen Belichtung von 15 Minuten Dauer ausgesetzt wurden, so reagierten die Pflanzen negativ phototropisch.

4. Wird die Reizdauer über 15 Minuten hinaus verlängert, dann klingt die Vorbelichtungswirkung allmählich ab: Der Schnittpunkt verschiebt sich in den Bereich niedrigerer Reizlichtintensitäten, das Maximum der Dunkelpflanzenkurven nach den höchsten Reizlichtintensitäten.

Bei 6-stündiger Belichtung mit hoher Reizlichtintensität zeigt sich, daß die Dunkelpflanzen ihr absolutes Krümmungsmaximum zwar erst mit einer Verzögerung von mehr als 3 Stunden gegenüber den Lichtpflanzen erreichen, daß sich dann aber die allerstärksten Krümmungen entwickeln. Etiolierte Keimlinge erreichen die gleichemaximale Krümmung wie

Dunkelpflanzen, die Verzögerung ist bei ihnen jedoch noch beträchtlicher.

5. Beobachtungen der Anfangsreaktionen im Horizontalmikroskop ergaben, daß die Krümmung bei Licht- und Dunkelpflanzen etwa nach der gleichen Latenzzeit einsetzt; der folgende Anstieg der Reaktionskurven ist jedoch bei den Lichtpflanzen wesentlich steiler.

6. Die negative geotropische Endreaktion der Lichtpflanzen ist vermindert. Dies erklärt sich daraus, daß bei ihnen die positiv-geotropische Vorphase gefördert und die anschließende negativ-geotropische Aufkrümmung zusätzlich gehemmt wird.

7. Werden die Keimlinge vor der Vorbelichtung dekapitiert, so ist die Wirkung einer 2-stündigen Vorbelichtung auf die phototropische Reaktion der Hypokotyle die gleiche wie bei intakten Pflanzen. Wird erst nach der Vorbelichtung dekapitiert, so kommt die Wirkung der Vorbelichtung in verstärktem Maß zum Ausdruck.

8. Werden bei Verdunkelung des Hypokotyls nur die Kotyledonen vorbelichtet, so zeigt die Vorbelichtung keine Wirkung. Wird dagegen nur das Hypokotyl vorbelichtet, dann läßt sich nach längerer Reizdauer eine Krümmungsförderung beobachten.

9. Die Hypokotyle von Lichtpflanzen besitzen eine höhere Saugkraft als die von Dunkelpflanzen. Saugkraftsunterschiede zwischen Licht- und Schattenflanke phototropisch gereizter Pflanzen konnten jedoch nicht beobachtet werden. Ferner zeigten Licht- und Dunkelpflanzen nach einseitiger Bestrahlung eine größere Wasserpermeabilität als ungereizte Kontrollpflanzen. Bei den Lichtpflanzen konnte dabei außerdem eine gesteigerte Wasseraufnahme der Schattenflanke beobachtet werden.

10. Bei der Untersuchung der Zuwachsraten von Hypokotylzylindern in 10^{-7} - 10^{-3} m IES-Lösungen zeigten die Lichtpflanzen in sämtlichen Konzentrationsstufen eine etwas höhere Wuchsstoffempfindlichkeit als die Dunkelpflanzen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr.L.Brauner, bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit, für die vielseitige Unterstützung und für die klärenden Diskussionen zu großem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis

- ARISZ, W. H. : Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. trav. bot. néerl. 12, 44-216 (1915)
- ASOMANING, E. J. A. and A. W. GALSTON : Comparative study of phototropic response and pigment content in oat and barley coleoptiles. Plant Physiol. 36, 453-464 (1961)
- BAYER, M. : Über die Aktivierung des Hemmstoffsystems von Helianthus durch kurzfristige Belichtung. Planta 57, 258-265 (1961)
- BLAAUW, A. H. : Licht und Wachstum II. Z. Bot. 7, 465-532 (1915)
- BLAAUW, O. H. : The influence of blue, red and far red light on geotropism and growth of the Avena coleoptile. Acta bot. néerl. 10, 397-450 (1961)
- BLAAUW-JANSEN, G. : The influence of red and far red light on growth and phototropism of the Avena seedling. Acta bot. néerl. 8, 1-39 (1959)
- BRAUNER, L. : Über den Einfluß des Lichtes auf die Wasserpermeabilität lebender Pflanzenzellen. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul 1, 50-55 (1935)
- BRAUNER, L. : Untersuchungen über die phototropischen Reaktionen des Primärblattgelenkes von Phaseolus multiflorus in weißem und in farbigem Licht. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul B13, 211-267 (1948)

- BRAUNER, L. : Die Beeinflussung des Stoffaustausches durch das Licht. In Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. II, S. 381-397. Heidelberg 1956.
- BRAUNER, L. und A. BÖCK : Versuche zur Analyse der geotropischen Perzeption. IV. Mitteilung. Untersuchungen über die Auswirkung der Dekapitierung auf den Wuchsstoffgehalt, das Längenwachstum und die geotropische Krümmungsfähigkeit von *Helianthus-Hypokotylen*. *Planta* 60, 109-130 (1963)
- BRAUNER, L. und M. BRAUNER : Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Zuckerpermeabilität lebenden Pflanzengewebes. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul* 2, 58-73 (1936)
- BRAUNER, L. und M. BRAUNER : Versuche zur Analyse der geotropischen Perzeption. II. Mitteilung. Die Veränderung der osmotischen Saugkraft im Schwerfeld. *Planta* 56, 416-437 (1961)
- BRAUNER, L. und A. HAGER : Versuche zur Analyse der geotropischen Perzeption I. *Planta* 51, 115-147 (1958)
- BRAUNER, L. und A. ZIPPERER : Über die Anfangsphasen der geotropischen Krümmungsbewegung von *Avena-Koleoptilen*. *Planta* 57, 503-517 (1961)
- BREMEKAMP, C. E. B. : Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. *Rec. trav. bot. néerl.* 18, 373-440 (1921)
- BRIGGS, W. R. : Red light, auxin relationships, and the phototropic responses of corn and oat coleoptiles. *Amer. J. Bot.* 50, 196-207 (1963)a

- BRIGGS, W. R. : The phototropic responses of higher plants.
Ann. Rev. Plant Physiol. 14, 311-352 (1963)b
- CLARK, O. L. : Über negativen Phototropismus bei Avena sativa.
Z. Bot. 5, 737-770 (1913)
- COHEN, R. Z. and T. W. GOODWIN : The effect of red and far-red
light on carotenoid synthesis by etiolated
maize seedlings. Phytochem. 1, 67-72 (1962)
- COPELAND, E. B. : Über den Einfluss von Licht und Temperatur
auf den Turgor. Diss. Halle-Wittenberg 1896
- CURRY, G. M. : Studies on the spectral sensitivity of photo-
tropism. Ph. D. Dissertation. Harvard University,
Cambridge, Mass. (1957)
- DIEMER, R. : Untersuchungen des phototropischen Induktions-
vorganges an Helianthus-Keimlingen. Planta 57,
111-137 (1961)
- FRANCK, F. : Der Einfluß des Lichtes auf die geotropische
Reaktion. Diss. Tübingen 1952
- GENTILE, A. C. and R. M. KLEIN : Absence of effect of visible
radiation on elongation of decapitated Avena
coleoptile sections. Phys. Plant. 17, 299-300
(1964)
- GESSNER, F. : Phototropismus und Wanddehnbarkeit. Jb. wiss.
Bot. 82, 796-802 (1936)
- GILLESPIE-PICKARD, B. and K. V. THIMANN : Transport and dis-
tribution of auxin during tropistic response. II.
The lateral migration of auxin in phototropism
of coleoptiles. Plant Physiol. 39, 341-350 (1964)

- v. GUTTENBERG, H. und K. ZETSCHKE : Der Einfluss des Lichtes auf die Auxinbildung und den Auxintransport. *Planta* 48, 99-134 (1956)
- KRAUS, G. : Über die Wasservertheilung in der Pflanze I. I. Festschrift d. naturf. Ges. Halle 1879
- KURAISHI, S. and R. M. MUIR : Paper chromatographic study of diffusible auxin. *Plant Physiol.* 39, 23-28 (1964)
- LAMBRECHT, E. : Beitrag zur Kenntnis der osmotischen Zustandsgrößen einiger Pflanzen des Flachlandes. *Beitr. Biol. Pfl.* 17, 87-136 (1929)
- LIVERMAN, J. L. and J. BONNER : The interaction of auxin and light in the growth responses of plants. *Proc. nat. Acad. Sci.* 39, 905-916 (1953)
- LOCKHART, J. A. : The response of various species of higher plants to light and gibberellic acid. *Phys. Plant.* 11, 478-486 (1958)
- METZNER, P. : Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei einseitig belichteten Keimpflanzen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 54, 455-471 (1936)
- MEYER, J. : Die photolytischen Abbauprodukte der 3-Indol-essigsäure und ihre physiologische Wirkung auf das Wachstum der Avena-koleoptile. *Z. Bot.* 46, 125-160 (1958)
- NAVEZ, A. E. : Growth-promoting substance and illumination. *Proc. nat. Acad. Sci.* 19, 636-638 (1933)
- OVERBEEK, J. van : Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei Raphanus. *Rec. trav. bot. néerl* 30, 537-626 (1933)

- PRINGSHEIM, E. G. : Einfluss der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Beitr. Biol. Pfl. 9, 263- 305 (1909)a
- PRINGSHEIM, E. G. : Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit II. Beitr. Biol. Pfl. 9, 415-478 (1909)b
- STEYER, B. und E. LIBBERT : Der positive Phototropismus dicotyler Keimpflanzen. Planta 61, 374-376 (1964)
- STOPPEL, R. : Beitrag zum Problem der Perzeption von Licht- und Schwerereiz durch die Pflanze. Jb. wiss. Bot. 62, 563-593 (1923)
- ZIMMERMAN, B. K. and W. R. BRIGGS : Phototropic dosage-response curves for oat coleoptiles. Plant Physiol. 38, 248-253 (1963a)
- ZIMMERMAN, B. K. and W. R. BRIGGS : A kinetic model for phototropic responses of oat coleoptiles. Plant Physiol. 38, 253-261 (1963b)
- ZINSMEISTER, H. D. : Das phototropische Verhalten der Blütenstiele von *Cyclamen persicum* hybr. , Planta 55, 647-668 (1960)

L e b e n s l a u f

Ich, Eva Christine Menzer, wurde am 20. 3. 1939 als Tochter des Universitätsprofessors Dr. Georg Menzer und seiner Ehefrau Hildegard Menzer, geb. Schatte, in Berlin-Wilmersdorf geboren.

Von 1945-1948 besuchte ich die Volksschule in Hechingen, Hohenzollern, und von 1948-1951 die dortige Staatliche Oberschule. Nach der Berufung meines Vaters an die Universität München wechselte ich 1951 auf das Städtische Mädchen-Realgymnasium in München-Pasing über, an dem ich 1957 das Abitur ablegte.

Im Wintersemester 1957/58 immatrikulierte ich mich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München. Seit dem Herbst 1961 arbeitete ich im botanischen Institut unter Anleitung von Herrn Professor Dr. L. Brauner an meiner Dissertation.

